

Knut Schmidt-Nielsen

Fisiologia Animal

Adaptação e Meio Ambiente

Quinta edição





Fisiologia Animal

Adaptação e Meio Ambiente



O GEN | Grupo Editorial Nacional reúne as editoras Guanabara Koogan, Santos, Roca, AC Farmacêutica, Forense, Método, LTC, E.P.U. e Forense Universitária, que publicam nas áreas científica, técnica e profissional.

Essas empresas, respeitadas no mercado editorial, construíram catálogos inigualáveis, com obras que têm sido decisivas na formação acadêmica e no aperfeiçoamento de várias gerações de profissionais e de estudantes de Administração, Direito, Enfermagem, Engenharia, Fisioterapia, Medicina, Odontologia, Educação Física e muitas outras ciências, tendo se tornado sinônimo de seriedade e respeito.

Nossa missão é prover o melhor conteúdo científico e distribuí-lo de maneira flexível e conveniente, a preços justos, gerando benefícios e servindo a autores, docentes, livreiros, funcionários, colaboradores e acionistas.

Nosso comportamento ético incondicional e nossa responsabilidade social e ambiental são reforçados pela natureza educacional de nossa atividade, sem comprometer o crescimento contínuo e a rentabilidade do grupo.

Fisiologia Animal

Adaptação e Meio Ambiente

5ª Edição

Knut Schmidt-Nielsen

**Professor James B. Duke de Fisiologia,
Departamento de Zoologia, Duke University**



Título em Inglês: Animal Physiology – Adaptation and Environment
Título em Português: Fisiologia Animal – Adaptação e Meio Ambiente
Autor: Knut Schmidt-Nielsen
Tradução: Terezinha Oppido
Dr^a Carla Finger
Revisão Científica: Prof. Dr. José Eduardo Bicudo
Professor Titular do Departamento de Fisiologia – Instituto de Biociência
da Universidade de São Paulo – SP
Diagramação: Adriano Volnei Zago

Traduzido de
ANIMAL PHYSIOLOGY, FIFTH EDITION
Copyright © Cambridge University Press 1975, 1979, 1983, 1990, 1997
All rights reserved.
Syndicate of the Press of the University of Cambridge, England.
ISBN: 0-521-57098-0

Copyright © 2013 by
LIVRARIA SANTOS EDITORA LTDA.
Uma editora integrante do GEN | Grupo Editorial Nacional

Todos os direitos reservados à Livraria Santos Editora Com. Imp. Ltda. Nenhuma parte desta publicação poderá ser reproduzida sem a permissão prévia do Editor.

1ª Edição, 1975
2ª Edição, 1979
3ª Edição, 1983
4ª Edição, 1990
5ª Edição, 2002
1ª Reimpressão, 2004
2ª Reimpressão, 2010
3ª Reimpressão, 2011
4ª Reimpressão, 2013

CIP-BRASIL. CATALOGAÇÃO-NA-FONTE
SINDICATO NACIONAL DOS EDITORES DE LIVROS, RJ

S377f

Schmidt-Nielsen, Knut, 1915-
Fisiologia animal : adaptação e meio ambiente / Knut Schmidt-Nielsen ; [tradução Terezinha Oppido, Carla Finger ; revisão científica José Eduardo Bicudo]. - [4.reimpr.]. - São Paulo: Santos, 2013.
611p. : il. ; 25cm

Tradução de: Animal physiology: adaptation and environment, 5th ed
Apêndices
Inclui bibliografia e índice
ISBN 978-85-7288-042-8

1. Fisiologia veterinária. 2. Animais - Adaptação - Aspectos ambientais. I. Título.

11-1212. CDD: 636.082
CDU: 636.1.09:612



Rua Dona Brígida, 701 | Vila Mariana
Tel.: 11 5080-0770 | Fax: 11 5080-0789
04111-081 | São Paulo | SP
www.grupogen.com.br

SUMÁRIO

SOBRE ESTE LIVRO

PREFÁCIO À QUINTA EDIÇÃO

O QUE É FISIOLOGIA?

PARTE UM: OXIGÊNIO

1 Respiração

A atmosfera

Solubilidade dos gases

Comparação entre a água e o ar

Respiração na água

Respiração aérea

Os pulmões dos mamíferos

Peixes de respiração aérea

A respiração das aves

A respiração nos ovos

A respiração dos insetos

Referências e leituras complementares

2 Sangue

Transporte de oxigênio no sangue

Curvas de dissociação do oxigênio

Difusão facilitada

Transporte de dióxido de carbono no sangue

Referências e leituras complementares

3 Circulação

Princípios gerais

Circulação dos vertebrados

A física do fluxo em tubos

Circulação dos invertebrados

Coagulação sanguínea e hemostasia

Referências e leituras complementares

vii

PARTE DOIS: ALIMENTO E ENERGIA

ix

4 Alimento e combustível

129

Captura de alimentos

130

Digestão

137

Nutrição

150

Necessidades nutricionais específicas

151

Defesa química

158

Referências e leituras complementares

164

5

5 Metabolismo energético

169

Taxa metabólica

170

Armazenamento de energia: gordura e glicogênio

172

Efeito da concentração de oxigênio

173

Problemas do mergulho

178

Taxa metabólica e tamanho corpóreo

192

Tamanho e problemas de escala

199

Custo energético da locomoção

200

Tempo fisiológico

207

Efeito da altitude

209

Referências e leituras complementares

212

65

66

69

78

82

90

91

92

93

106

115

121

122

PARTE TRÊS: TEMPERATURA

6 Efeitos da temperatura

217

Terminologia confusa

218

Efeitos da variação de temperatura

218

Temperaturas extremas: limites para a vida

221

Tolerância à temperatura elevada

222

Tolerância ao frio e ao congelamento

225

Adaptação à temperatura

232

Referências e leituras complementares

238

7 Regulação da temperatura

241

Temperatura corpórea de aves e mamíferos

242

Temperatura, calor e transferência de calor	247	11 Controle e integração	465
Equilíbrio térmico	253	Controle e teoria do controle	466
Torpor e hibernação	277	Nervos e sistemas nervosos	470
Temperatura corpórea em animais de “sangue frio”	284	Funcionamento da célula nervosa	471
<i>Referências e leituras complementares</i>	293	Impulsos nervosos	479
		Sinapse: excitação, inibição e computação	486
		<i>Referências e leituras complementares</i>	495
PARTE QUATRO: ÁGUA			
8 Água e regulação osmótica	301	12 Controle hormonal	497
O ambiente aquático	302	Como é estudada a função endócrina	498
Invertebrados aquáticos	305	Sistemas endócrinos em vertebrados	500
Vertebrados aquáticos	314	Substâncias transmissoras	513
O ambiente terrestre	324	Invertebrados: controle e integração	519
Animais de pele úmida	325	<i>Referências e leituras complementares</i>	529
Artrópodes	328		
Vertebrados terrestres	338	13 Informação e sentidos	533
Vertebrados marinhos que respiram o ar	343	Qualidades sensoriais	534
<i>Referências e leituras complementares</i>	350	Princípios gerais	535
		Sentidos químicos: paladar e olfato	536
9 Excreção	355	Vibração e som	540
Órgãos excretores	356	Luz e visão	548
Vacúolos contráteis	357	Eletricidade animal	555
Órgãos excretores dos invertebrados	360	Transmissão e processamento de informações sensoriais	562
Rins de vertebrados	366	<i>Referências e leituras complementares</i>	574
Excreção de nitrogênio	378		
<i>Referências e leituras complementares</i>	388		
		APÊNDICES	
PARTE CINCO: MOVIMENTO, INFORMAÇÃO, INTEGRAÇÃO		A Medidas e unidades	581
10 Movimento, músculo, biomecânica	395	B Difusão	585
Locomoção amebóide, ciliar e flagelar	396	C Equações logarítmicas e exponenciais	588
Princípios gerais	400	D Expressão termodinâmica dos efeitos da temperatura	589
O que é um músculo	402	E Soluções e osmose	591
Como funcionam os músculos	405		
Esqueletos	425	ÍNDICE	595
Locomoção: biomecânica	430		
Flutuabilidade	442		
<i>Referências e leituras complementares</i>	458		

Temperatura, calor e transferência de calor	247	11 Controle e integração	465
Equilíbrio térmico	253	Controle e teoria do controle	466
Torpor e hibernação	277	Nervos e sistemas nervosos	470
Temperatura corpórea em animais de “sangue frio”	284	Funcionamento da célula nervosa	471
<i>Referências e leituras complementares</i>	293	Impulsos nervosos	479
		Sinapse: excitação, inibição e computação	486
		<i>Referências e leituras complementares</i>	495
PARTE QUATRO: ÁGUA			
8 Água e regulação osmótica	301	12 Controle hormonal	497
O ambiente aquático	302	Como é estudada a função endócrina	498
Invertebrados aquáticos	305	Sistemas endócrinos em vertebrados	500
Vertebrados aquáticos	314	Substâncias transmissoras	513
O ambiente terrestre	324	Invertebrados: controle e integração	519
Animais de pele úmida	325	<i>Referências e leituras complementares</i>	529
Artrópodes	328		
Vertebrados terrestres	338	13 Informação e sentidos	533
Vertebrados marinhos que respiram o ar	343	Qualidades sensoriais	534
<i>Referências e leituras complementares</i>	350	Princípios gerais	535
		Sentidos químicos: paladar e olfato	536
9 Excreção	355	Vibração e som	540
Órgãos excretores	356	Luz e visão	548
Vacúolos contráteis	357	Eletricidade animal	555
Órgãos excretores dos invertebrados	360	Transmissão e processamento de informações sensoriais	562
Rins de vertebrados	366	<i>Referências e leituras complementares</i>	574
Excreção de nitrogênio	378		
<i>Referências e leituras complementares</i>	388		
		APÊNDICES	
PARTE CINCO: MOVIMENTO, INFORMAÇÃO, INTEGRAÇÃO		A Medidas e unidades	581
10 Movimento, músculo, biomecânica	395	B Difusão	585
Locomoção amebóide, ciliar e flagelar	396	C Equações logarítmicas e exponenciais	588
Princípios gerais	400	D Expressão termodinâmica dos efeitos da temperatura	589
O que é um músculo	402	E Soluções e osmose	591
Como funcionam os músculos	405		
Esqueletos	425	ÍNDICE	595
Locomoção: biomecânica	430		
Flutuabilidade	442		
<i>Referências e leituras complementares</i>	458		



SOBRE ESTE LIVRO

Este livro é sobre animais e como eles vivem em seus ambientes. Abrange, sobretudo, problemas e suas soluções. São também abordados os aspectos da fisiologia que acho particularmente interessantes. O livro foi escrito para estudantes interessados em conhecer o funcionamento dos sistemas, o que os animais fazem e como fazem.

O livro trata de assuntos bastante conhecidos da fisiologia: respiração, circulação, digestão e outros. Estes temas estão organizados de acordo com os principais parâmetros ambientais: oxigênio, alimento e energia, temperatura e água. Esta organização é importante, pois não há meios de se tornar um bom fisiologista, ou um bom biólogo, sem entender o funcionamento dos organismos vivos em seu ambiente.

O livro é elementar e o conhecimento prévio necessário é mínimo. Presumi que o estudante esteja familiarizado com alguns conceitos básicos, nada além daqueles fornecidos por um bom livro de nível colegial. Contudo, incluí no texto informações suficientes para tornar compreensíveis os princípios fisiológicos em termos físicos e químicos simplificados.

A quantidade e a complexidade da informação científica moderna estão sempre aumentando e os estudantes já se encontram sobrecarregados de material a ser assimilado. Contudo, a mera narração de

mais fatos não significa entendimento; o estudante precisa de uma estruturação dos princípios na qual se inserem os fatos. Este livro deve ajudá-lo a descobrir que vários problemas podem ser entendidos, uma vez que alguns princípios fundamentais sejam bem conhecidos.

Acho também que conceitos claros são mais importantes que o aprendizado de termos técnicos. Contudo, como os conceitos não podem ser transmitidos sem palavras, a terminologia se faz necessária. Mas os termos não têm utilidade a menos que sejam clara e precisamente definidos.

Grande parte deste livro analisa como os animais conseguem sobreviver em ambientes que aparentemente possuem obstáculos intransponíveis. São discutidas as possíveis abordagens e soluções. Animais com especializações anatômicas e fisiológicas, freqüentemente, contribuem para a compreensão de princípios gerais. Entretanto, a não ser que os busquemos, a fisiologia comparativa poderá se tornar uma descrição de funções peculiares em animais incomuns – não porque sejam raros, mas por não pertencerem à nossa experiência diária com outros seres humanos, animais tanto de estimação como de laboratório, como cães, gatos, ratos e rãs. O que queremos é embutir a informação em conceitos gerais que nos ajudem a entender o funcionamento de todos os animais.

O texto contém referências à literatura científica, que estão organizadas no final de cada capítulo para ajudar os estudantes interessados em satisfazer sua curiosidade, sem ter de procurar informação freqüentemente difícil de ser obtida. A vasta quantidade de informação científica fez com que o texto fosse altamente seletivo e haverá sempre divergência de opiniões quanto à seleção adequada.

Para trazer ao alcance do leitor informações mais avançadas, organizei uma relação de Leituras

Complementares para cada capítulo, colocadas depois das Referências. Para poupar o estudante de uma sensação de impotência, elaborei listas curtas, sendo que os títulos variam de breves e simples ensaios a tratados abrangentes. Exceto por alguns trabalhos clássicos, estas listas contêm material razoavelmente recente e atualizado.

Como a maioria dos autores, espero que os leitores benevolentes e talvez os não tão benevolentes me informem sobre erros e sobre o que poderia ser melhorado.



PREFÁCIO À QUINTA EDIÇÃO

Quando eu estava revisando uma edição anterior deste livro, um amigo me aconselhou a tomar cuidado com o seu tamanho. Ele me lembrou da síndrome do dinossauro – quando ficaram demasiadamente grandes, desapareceram. Tentei, portanto, melhorar o livro sem aumentar substancialmente o seu tamanho.

Revisei o material existente e acrescentei novas informações que considerei essenciais, mas a estrutura geral do livro permanece a mesma. Foram acrescentadas novas figuras com informações recentes úteis e excluídas algumas das figuras antigas. Foram acrescentadas várias dezenas de referências, tanto para texto quanto para a leitura complementar, e muitas referências antigas foram removidas. Estas referências foram escolhidas dando-se ênfase aos progressos recentes, criteriosamente selecionados

da prolífica literatura científica, mas por necessidade muitas novas informações foram excluídas. Para aqueles que lecionam fisiologia, devo mencionar que aumentei o uso de unidades SI, mas como nas edições anteriores, elas sempre estão em paralelo com as unidades tradicionais.

Apesar da estrutura principal do livro não ter sido modificada, o capítulo 10 “Movimento, Músculo e Biomecânica”, foi extensamente revisado e modificado, com a ajuda do meu colega Hugh C. Crenshaw, que fez mudanças e acréscimos substanciais a esse capítulo. Por esta colaboração, eu lhe sou extremamente grato.

Como já expressei antes, eu gostaria de saber dos leitores quaisquer comentários ou sugestões que poderiam aumentar a utilidade desta publicação.



O QUE É FISILOGIA?

A fisiologia trata das funções dos organismos vivos – como se alimentam, respiram e se movimentam, e o que fazem para se manter vivos. Para usar palavras mais técnicas, a fisiologia aborda o alimento e alimentação, digestão, respiração, transporte de gases no sangue, circulação e função cardíaca, excreção e função renal, músculos e movimentos, etc. O animal morto possui as estruturas que realizam estas funções; no animal vivo, essas estruturas funcionam.

A fisiologia também estuda como o organismo vivo ajusta-se às adversidades do ambiente – obtém água suficiente para viver ou evita excesso de água, escapa do congelamento que leva-o à morte ou de morrer de calor excessivo, movimenta-se para encontrar locais, alimentos e companheiros adequados – e como ele obtém informação sobre o ambiente por meio de seus sentidos. Finalmente, a fisiologia trata da regulação de todas essas funções – como elas estão correlacionadas e integradas em um organismo de funcionamento harmonioso.

A fisiologia não é apenas uma descrição da função; também se pergunta sobre os porquês e comos. Para entender o funcionamento de um animal, é necessário estar familiarizado com sua estrutura, assim como com a física e a química elementares. Por exemplo, não se pode entender a respiração a menos

que se conheça o oxigênio. Desde tempos remotos, os movimentos respiratórios são conhecidos como um sinal de vida, mas o verdadeiro significado da respiração só pode ser entendido após o oxigênio ter sido descoberto pelos químicos.

A compreensão do funcionamento dos organismos vivos é ajudada enormemente pelo uso de uma abordagem comparativa. Comparando-se diferentes animais e examinando-se a solução encontrada para o problema de sobrevivência, dentro das restrições impostas pelo ambiente, penetra-se em princípios gerais que, de outra forma, possivelmente permaneceriam obscuros. Nenhum animal existe, ou pode existir, independentemente do ambiente e aquele que se utiliza dos recursos do ambiente deve ser também capaz de enfrentar as dificuldades que o meio apresenta. Assim, uma abordagem comparativa e ambiental permite uma compreensão mais profunda da fisiologia.

Ao se examinar como um animal enfrenta seu ambiente, com frequência, é possível demonstrar o que é benéfico para ele. Isso pode nos levar, com um certo incômodo, a explicações que sugerem evidência de propósito, ou teleologia, e muitos biólogos consideram isto cientificamente inadequado. Contudo, tendemos a perguntar: por que? Ou, quão benéfico é para o animal? De qualquer modo, o animal tem de

sobreviver e não há nada inadequado ou não científico em descobrir como e por que ele é bem-sucedido. Se o animal não chegasse a soluções para o pro-

blema de sobrevivência, não estaria mais à disposição para ser estudado. E o estudo do organismo vivo é a razão de ser da fisiologia.

PARTE UM

OXIGÊNIO

1

RESPIRAÇÃO

Por que o oxigênio é importante? Pois a maioria dos animais satisfaz sua necessidade de energia por meio da oxidação de alimentos, com a formação de dióxido de carbono e água no processo.

O processo de tomada de oxigênio e liberação de dióxido de carbono é denominado *respiração*. Os animais aquáticos captam oxigênio a partir da pequena quantidade deste gás dissolvido na água e os animais terrestres, por meio do oxigênio abundante no ar.

Muitos animais pequenos podem captar oxigênio em quantidades suficientes pela superfície corpórea geral, mas a maioria dos animais necessita de órgãos respiratórios especiais para a captação deste gás. O dióxido de carbono segue o caminho oposto, sendo liberado através da superfície corpórea ou dos órgãos respiratórios. A água formada nos processos de oxidação faz meramente parte do reservatório geral de água no corpo e não representa qualquer problema especial.

O mais importante e, às vezes, o único processo físico responsável pelo movimento de oxigênio do meio externo para as células é a *difusão*, processo no qual

uma substância passa de uma concentração maior para uma menor. O movimento do dióxido de carbono na direção oposta também segue os gradientes de concentração.

A difusão pode ser auxiliada por *movimento de massa*, tal como o movimento do ar entrando e saindo dos pulmões, mas os gradientes de concentração continuam sendo a força motriz fundamental para movimentar os gases respiratórios. Para entender a respiração, é necessário conhecer os gases respiratórios, suas solubilidades e a física dos processos de difusão.

Presume-se que a vida originou-se no mar, e a maioria dos animais (com exceção dos insetos) são marinhos. A adaptação evolutiva de larga escala à respiração aérea ocorre apenas entre os artrópodes e os vertebrados. Alguns caracóis adaptam-se bem à vida terrestre e um pequeno número de outros invertebrados vivem em diversos micro-habitats terrestres.

O fácil acesso ao oxigênio presente na atmosfera permite uma alta taxa metabólica e um alto grau de desenvolvimento organizacional. O maior revés da respiração aérea é a evaporação da água.

A ATMOSFERA

Composição do ar atmosférico seco

Os gases mais importantes do ponto de vista fisiológico são o oxigênio, o dióxido de carbono e o nitrogênio. Eles estão presentes no ar atmosférico nas proporções apresentadas na tabela 1.1. Além disso, a atmosfera contém vapor de água em quantidades muito variáveis.

O que os fisiologistas normalmente chamam de nitrogênio é, na realidade, uma mistura de nitrogênio com aproximadamente 1% de gases nobres e, por razões de exatidão, eles deveriam também ser relacionados. Contudo, é usual em fisiologia unir esses gases ao nitrogênio, tendo como principal razão o fato de que na maioria dos processos fisiológicos o nitrogênio e os gases nobres são igualmente inertes no organismo. Uma outra razão é que a análise dos gases respiratórios é normalmente realizada com a determinação dos valores do oxigênio e dióxido de carbono e o restante é chamado de “nitrogênio”. Para o fisiologista, a quantidade de “nitrogênio” no ar é, então, 78,09 + 0,93% ou 79,02%.

A fração aproximada de 1% de argônio é de interesse fisiológico apenas em algumas circunstâncias muito especiais: por exemplo, no tocante à secreção de gases dentro da bexiga natatória de um peixe. A análise completa de todos os gases numa amostra de ar pode ser executada com o auxílio de um espectrômetro de massa, um instrumento caro e elaborado que não se encontra disponível à maioria dos fisiologistas.

A composição da atmosfera permanece extremamente constante. As correntes de convecção causam extensa mistura a uma altitude de pelo menos 100 km e nenhuma mudança apreciável na composição percentual tem sido demonstrada, apesar de a pressão do ar ser muito reduzida em grandes altitudes. A afirmação de que os gases mais leves, notadamente o hidrogênio e o hélio, são enriquecidos nos limites externos da atmosfera se aplica às camadas mais periféricas, que não são de interesse fisiológico. Para os nossos propósitos, a atmosfera aberta tem uma composição gasosa constante, exceto pelo vapor de água.

A composição do ar é mantida como um equilíbrio entre o uso de oxigênio em processos de oxidação (principalmente a oxidação de compostos orgânicos em dióxido de carbono) e a assimilação de dióxido de carbono pelas plantas, que no processo liberam oxigênio.

Tabela 1.1 Composição do ar atmosférico seco. Todo o ar atmosférico contém vapor de água em quantidades altamente variáveis. Os gases nobres menos comuns (hélio, neônio, criptônio, xenônio) juntos formam apenas 0,002% do total. Também existem quantidades reduzidas de metano e uma variedade de gases poluentes.

Componente	%
Oxigênio	20,95
Dióxido de carbono	0,03
Nitrogênio	78,09
Argônio	0,93
Total	100,00

O medo de que o uso de combustíveis fósseis – petróleo, carvão e gás natural – possa esgotar o oxigênio da atmosfera e adicionar grandes quantidades de dióxido de carbono é provavelmente infundado. Em 1910, uma análise extremamente precisa do oxigênio demonstrou o valor de 20,948% e durante o período de 1967 a 1970 estas medições foram repetidas apresentando um valor de 20,946% ± 0,006. Os pesquisadores que fizeram tais análises calcularam, então, que, se todas as reservas conhecidas de combustível fóssil recuperável fossem esgotadas, sobrariam ainda 20,8% de oxigênio na atmosfera (Machia e Hughes, 1970). Do ponto de vista fisiológico, tal mudança não teria qualquer consequência; não haveria nada além de uma mudança na pressão parcial do oxigênio a qual estamos expostos quando subimos de elevador desde o térreo até o 15º andar de um edifício.

O efeito estufa

O ligeiro aumento de dióxido de carbono causado pela combustão de todo combustível teria da mesma forma efeitos fisiológicos desprezíveis, mas isto não quer dizer que seriam inofensivos. Mesmo uma leve variação no dióxido de carbono altera a absorção de radiação solar na atmosfera e pode haver um *efeito estufa* imprevisível, que com o passar dos anos pode mudar drasticamente as condições climáticas na superfície terrestre.

A atmosfera é mais transparente à entrada de radiação de ondas curtas que à radiação de ondas longas emitidas pela Terra. A emissão de radiação de ondas

Tabela 1.2 Vapor de água numa superfície sem água a várias temperaturas.

Temperatura (°C)	Vapor de água			
	mmHg	kPa	% de 1 atm	mg H ₂ O por litro de ar
0	4,6	0,61	0,6	4,8
10	9,2	1,23	1,2	9,4
20	17,5	2,34	2,3	17,3
30	31,7	4,24	4,2	30,3
40	55,1	7,38	7,3	51,1
50	92,3	12,33	12,2	83,2
100	760,0	101,33	100,0	598,0
37	46,9	6,28	6,2	43,9

longas é absorvida na atmosfera, principalmente, pelo dióxido de carbono e pelo vapor de água. Estima-se que a duplicação da quantidade de dióxido de carbono atmosférico aumentaria a temperatura mundial em aproximadamente 1,3°C se a água atmosférica permanecesse constante.

Isto causaria extensa fusão do gelo polar e elevação do nível do mar de 20 a 30 m ou mais, o suficiente para submergir áreas litorâneas imensas e muitas das principais cidades do mundo. Além disso, a uma temperatura mais alta, a atmosfera pode reter mais vapor de água, o que intensifica o efeito de cobertura e causa maior aumento de temperatura. Contudo, uma elevação do vapor de água atmosférico pode aumentar a formação de nuvens, que, por sua vez, refletem mais a entrada de radiação solar, tendo assim o efeito oposto. A complexidade destas relações torna as previsões relativas ao efeito estufa por aumento do dióxido de carbono altamente incertas (Bolin e col., 1986; Dickinson e Cicerone, 1986; Ramanathan, 1988).

Após enfatizar a constância da composição atmosférica, deve-se acrescentar algumas informações sobre casos especiais. Por exemplo, microambientes, como tocas ocupadas por animais, têm uma composição de ar mais variável, com o nível de oxigênio chegando a 15% ou menos. O conteúdo de dióxido de carbono é aumentado, mas não necessariamente na mesma proporção. Contudo, o dióxido de carbono pode elevar-se para valores acima de 5%, uma quantidade que apresenta efeitos fisiológicos consideráveis (Kuhnen, 1986).

O ar contido no solo – em espaços abertos entre as

partículas do solo – tem freqüentemente pouco oxigênio. A razão disso é que o solo pode conter material oxidável que pode esgotar o oxigênio. Não apenas matéria orgânica, mas também substâncias como sulfeto de ferro podem consumir oxigênio até que praticamente todo o oxigênio livre tenha sido removido. Estes processos de oxidação dependem da temperatura, da umidade e de outros fatores, assim como da quantidade de troca com a atmosfera. A chuva, por exemplo, pode bloquear a porosidade da superfície do solo e ao mesmo tempo prover umidade para o aumento da oxidação, podendo então modificar drasticamente a microatmosfera.

Vapor de água no ar

As informações anteriores sobre a composição percentual, da atmosfera referem-se ao ar seco e devemos passar agora à análise do conteúdo de água no ar. A pressão de vapor de água numa superfície sem água é alterada com a temperatura (Tab. 1.2). No ponto de congelamento, a pressão de vapor é 4,6 mmHg (0,61 kPa).^{*} Ela aumenta com a temperatura e atinge 760 mmHg (101,3 kPa) a 100°C. Por esta razão a água entra em

^{*} A unidade milímetros de mercúrio (mmHg) é tradicionalmente usada em fisiologia. É derivada do uso de manômetros de mercúrio e 1 mmHg a 0°C é também conhecido como 1 torr. No Sistema Internacional de Unidades (o Sistema SI) a unidade de pressão é o pascal (Pa), definida como 1 newton por metro quadrado (Nm⁻²). Assim, 1 mmHg = 133,3 Pa ou 0,133 kPa; 1 atm ou 760 mmHg = 101,3 kPa. Mais detalhes sobre o uso do SI são fornecidos no Apêndice A.

ebulição a 100°C se a pressão atmosférica for 760 mmHg. Se a pressão atmosférica for inferior, a água entra em ebulição a uma temperatura mais baixa; por exemplo, se a pressão for reduzida a 17,5 mmHg (2,34 kPa), a água entrará em ebulição a 20°C.

Qualquer mistura de gases, tal como o ar atmosférico, que está em equilíbrio com a água livre, contém vapor de água a uma pressão correspondente à temperatura, e a fração da amostra de ar que é constituída de vapor de água aumenta, portanto, com a temperatura (coluna 4 da Tab. 1.2). A 37°C, temperatura corpórea normal dos mamíferos, a pressão de vapor de água é aproximadamente 47 mmHg (6,28 kPa) e o vapor de água, então, perfaz 6,2% do volume de ar (ver também Fig. 8.10, p. 324).

O ar do pulmão humano e dos outros vertebrados que respiram o ar atmosférico está sempre saturado com vapor de água à temperatura corpórea, mas o ar atmosférico externo normalmente não está. Quando o ar está saturado com vapor de água, diz-se que a *umidade relativa* (u.r.) é de 100%. Se o ar contiver menos vapor de água, a umidade poderá ser expressa como uma percentagem da quantidade necessária para saturação àquela temperatura; por exemplo, 50% de umidade relativa significa que o ar contém metade da água que conteria se saturado com vapor de água àquela temperatura.

Para algumas finalidades a umidade relativa é uma expressão conveniente, mas, quando queremos saber a *quantidade* total de vapor de água no ar, este valor é expresso em miligramas de água por litro de ar. Como o ar frio tem um conteúdo muito pequeno de vapor de água, mesmo a 100% u.r., a quantidade absoluta de água no ar frio é pequena. Por isso, se no inverno o ar externo saturado entrar nas casas e for aquecido, a umidade relativa interna tornar-se-á extremamente baixa (apesar de a umidade absoluta do ar se manter constante) e diz-se que “o ar está muito seco”. Esta secura faz com que as superfícies úmidas e as membranas mucosas fiquem ressecadas, freqüentemente trazendo grande desconforto para indivíduos sensíveis.

Altitude e pressão atmosférica

Escalar montanhas altas ou subir a grandes altitudes em aeronaves não pressurizadas causam sérios efeitos fisiológicos. A uma altitude de 3.000 m os seres humanos começam a sentir efeitos como uma redução

no desempenho físico e a 6.000 m (aproximadamente 20.000 pés) a maioria dos seres humanos mal consegue sobreviver. Isso é decorrente da falta de oxigênio, apesar de o ar ainda conter os 20,95% normais de oxigênio.

No nível do mar, onde a pressão atmosférica é 760 mmHg, e 20,95% desta é oxigênio, a *pressão parcial* de oxigênio no ar seco é 159 mmHg (21,2 kPa)*. A 6.000 m a pressão atmosférica é a metade daquela no nível do mar, ou aproximadamente 380 mmHg (50,7 kPa). A pressão parcial de oxigênio é também a metade, ou cerca de 80 mmHg ou 10,6 kPa (20,95% de 380 mmHg ou 50,7 kPa). É esta diminuição na pressão parcial de oxigênio que produz tais efeitos severos.

A relação entre altitude e pressão atmosférica é apresentada na figura 1.1. A escala inferior da abscissa mostra a pressão parcial de oxigênio no ar inspirado. O zero desta escala não coincide com a pressão atmosférica zero, mas em vez disso, está no ponto em que a pressão atmosférica é ligeiramente menor que 50 mmHg (6,67 kPa). A razão é simples. À temperatura corpórea dos seres humanos (37°C), a pressão do vapor de água é 47 mmHg (6,28 kPa). Portanto, se um indivíduo fosse exposto a uma pressão atmosférica de 47 mmHg (19.000 m ou 63.000 pés de altitude), seus pulmões ficariam repletos de vapor de água e não ocorreria a entrada de ar ou oxigênio.

Mais adiante, no final do capítulo 5, serão revistos alguns dos efeitos da baixa pressão parcial do oxigênio sobre os animais que vivem em grandes altitudes.

* Numa mistura de gases, a pressão total é a soma da pressão que cada gás exerceria se estivesse presente isoladamente. No ar atmosférico seco a pressão barométrica padrão (760 mmHg), a pressão parcial de oxigênio (P_{O_2}) é de 159,2 mmHg (20,95% de 760 mmHg), de nitrogênio (P_{N_2}) 600,6 mmHg (79,02% de 760 mmHg) e de dióxido de carbono (P_{CO_2}) 0,2 mmHg (0,03% de 760 mmHg).

O ar atmosférico nunca é completamente seco e o vapor de água exerce uma pressão parcial (P_{H_2O}) correspondente ao conteúdo de vapor de água no ar. A pressão parcial dos outros gases é então reduzida na proporção exata. Se o ar a 760 mmHg contém 5% de vapor de água ($P_{H_2O} = 38$ mmHg), a pressão total dos gases restantes é de 722 mmHg e suas pressões parciais individuais estão na proporção de suas concentrações relativas para compor um total de 722 mmHg.

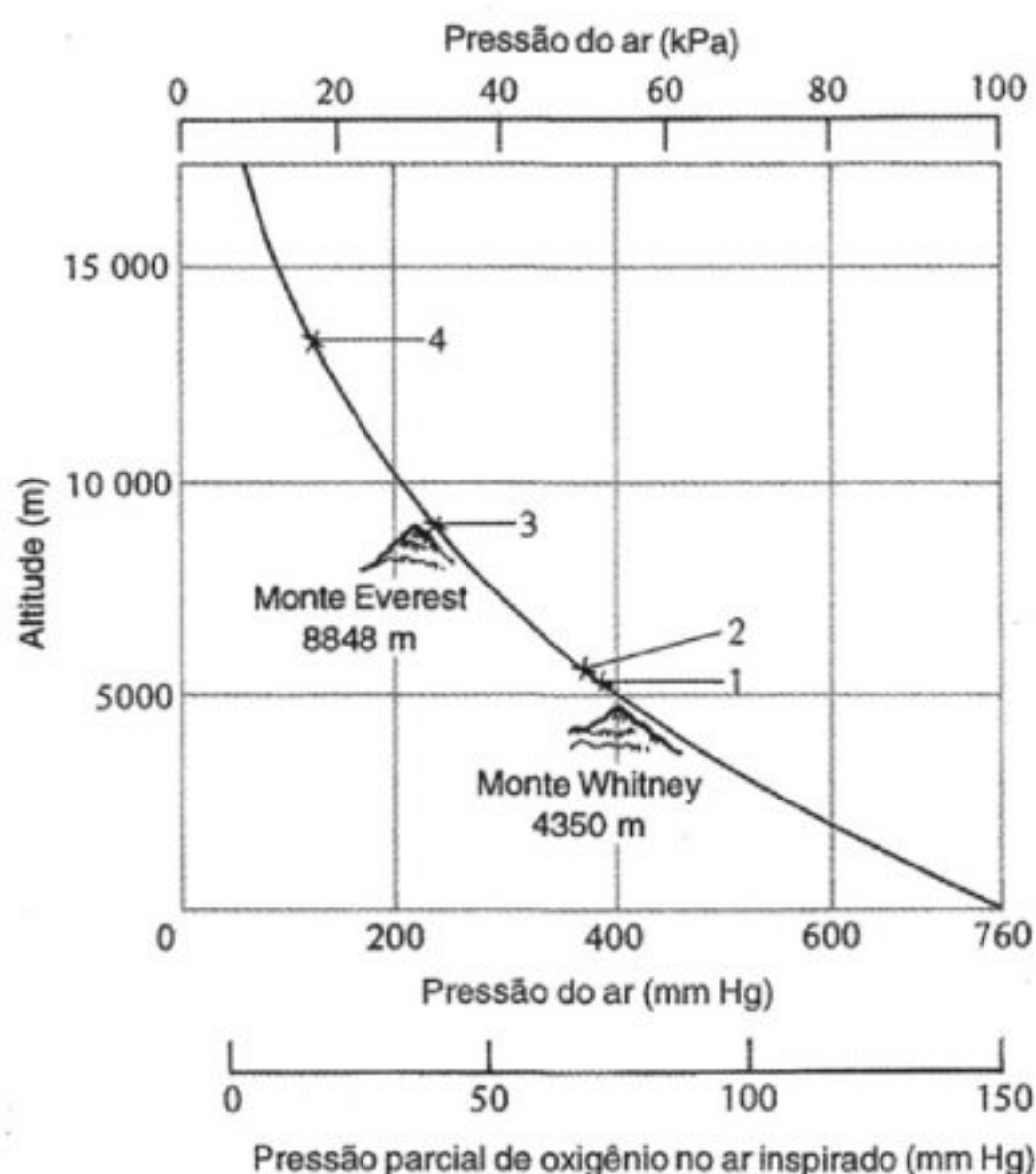


Fig. 1.1 Relação entre altitude e pressão atmosférica. 1. Altitude na qual a maioria das pessoas não aclimatadas perderão a consciência por causa da falta de oxigênio. 2. A mais alta habitação humana permanente. 3. A mais elevada altitude em que seres humanos aclimatados podem sobreviver durante poucas horas, quando respiram ar. 4. A mais elevada altitude possível para seres humanos quando respiram oxigênio puro (Dejours, 1966).

SOLUBILIDADE DOS GASES

Os gases são solúveis em água. Se uma amostra de água pura for colocada em contato com um gás, algumas moléculas de gás penetrarão na água e se dissolverão. Tal processo continua até que se estabeleça um equilíbrio, e um número igual de moléculas de gás seja introduzido e liberado da água por unidade de tempo. A quantidade de gás que é então dissolvida na água depende (1) da natureza do gás, pois a solubilidade não é a mesma para todos os gases; (2) da pressão do gás na fase gasosa; (3) da temperatura e (4) da presença de outros solutos. Para a compreensão da fisiologia é necessário conhecer bem os fundamentos dessas relações.

A solubilidade de diferentes gases na água é muito

Tabela 1.3 Solubilidade dos gases na água a 15°C quando o gás está a 1 atm de pressão.

Oxigênio	34,1 ml O ₂ por litro de água
Nitrogênio	16,9 ml N ₂ por litro de água
Dióxido de carbono	1019,0 ml CO ₂ por litro de água

diferente; as dos gases mais importantes do ponto de vista fisiológico estão relacionadas na tabela 1.3. O *coeficiente de solubilidade*, α , é definido como o volume do gás dissolvido em 1 litro de água, quando a pressão do próprio gás, sem o vapor da água, é 1 atm. A quantidade de gás é expressa como o volume que este gás ocupa, se o gás seco estiver a 0°C e 1 atm de pressão; isto é indicado como *condições normais de temperatura e pressão* (CNTP).

Imediatamente se observa que o nitrogênio tem apenas cerca da metade da solubilidade do oxigênio, mas o dióxido de carbono é aproximadamente 30 vezes mais solúvel que o oxigênio ou 60 vezes mais solúvel que o nitrogênio. Esta alta solubilidade do dióxido de carbono na água torna possível a existência da soda ou do champanhe. Em uma garrafa fechada de soda, que normalmente está submetida entre 2 e 3 atm de pressão, a pequena quantidade de gás no topo da garrafa está sob pressão e o restante do dióxido de carbono está dissolvido no líquido. Como é sabido, esta deve ser uma quantidade substancial, pois um grande número de bolhas continua a subir para a superfície durante muito tempo. Se o nitrogênio estivesse dissolvido a 3 atm de pressão, apenas poucas bolhas se formariam, pois a quantidade de nitrogênio dissolvido seria apenas aproximadamente 1/60 em relação ao dióxido de carbono.

Efeitos da pressão e da temperatura

A quantidade de gás dissolvido em um dado volume de água depende da pressão do gás. Se a pressão do gás for dobrada, o dobro da quantidade de gás será dissolvido. A proporção entre a pressão do gás e a quantidade dissolvida é conhecida como *lei de Henry* e pode ser expressa como segue:

$$V_g = \alpha \frac{P_g}{760} \cdot V_{H_2O}$$

em que α é o coeficiente de solubilidade (ver Tab. 1.3) e a equação fornece o número de mililitros do gás (V_g , CNTP) que é dissolvido na água à pressão (P_g) expressa em milímetros de mercúrio.

A solubilidade de uma mistura de gases depende da pressão parcial de cada gás presente na fase gasosa. Qualquer um dos gases é dissolvido de acordo com sua própria pressão parcial na fase gasosa, independentemente da presença de outros gases.

A solubilidade dos gases diminui com a elevação da temperatura. Muitos sabem disso por experiência própria. Quando é aberta uma garrafa de soda ou cerveja quente (Deus nos livre!), a bebida tem uma maior tendência para espumar e transbordar do que se estivesse gelada. Além disso, quando se observa uma panela de água sendo aquecida no fogão, pequenas bolhas começam a se formar nas paredes da panela bem antes de a fervura começar; estas bolhas consistem de gás que é liberado da solução à medida que a temperatura aumenta. Portanto, a solubilidade dos gases na água é exatamente o inverso da solubilidade dos sólidos, que na sua maioria tornam-se mais solúveis na água quente que na fria (açúcar, por exemplo).

Podemos agora examinar a solubilidade de um gás mais detalhadamente. Como exemplo, é dada a solubilidade do oxigênio na tabela 1.4. Inicialmente, deve-se observar que esta tabela refere-se à quantidade de oxigênio dissolvida na água em equilíbrio com o ar atmosférico (não com 1 atm de oxigênio puro como na tabela 1.3). Pode-se verificar que a solubilidade do oxigênio é reduzida em aproximadamente a metade com a elevação da temperatura do ponto de congelamento para 30°C. Esta diminuição da solubilidade é muito importante para muitos animais aquáticos.

A tabela 1.4 também fornece a solubilidade do oxigênio atmosférico na água do mar, que geralmente é 20% menor que na água doce. Isto ocorre porque os sais reduzem a solubilidade dos gases. Esta redução é um efeito característico de sólidos dissolvidos, mas não se aplica a gases dissolvidos; os gases não afetam a solubilidade de outros gases sob condições com as quais lidamos na fisiologia.

Pressão e tensão parciais

Discutimos a solubilidade dos gases em termos da quantidade de um gás que entra em solução quando

Tabela 1.4 O efeito da temperatura sobre a quantidade de oxigênio dissolvido na água doce e na água do mar em equilíbrio como ar atmosférico (Krogh, 1941).

Temperatura (°C)	Água doce (ml O ₂ litro ⁻¹ de água)	Água do mar (ml O ₂ litro ⁻¹ de água)
0	10,29	7,97
10	8,02	6,35
15	7,22	5,79
20	6,57	5,31
30	5,57	4,46

este tem uma certa pressão. Examinemos essa questão agora de outra forma. Considere uma amostra de água que contenha um certo gás dissolvido; a quantidade de gás na amostra de água deve corresponder a uma pressão específica do gás na fase gasosa. Esta pressão é chamada de *tensão* deste gás na amostra de água.* Se uma amostra de água tem diversos gases dissolvidos, a tensão de cada gás corresponde à pressão parcial daquele gás em particular na atmosfera, com a qual a água está em equilíbrio. A tensão de um gás em solução é definida como a pressão parcial daquele gás na atmosfera em equilíbrio com a solução.

Quando a pressão gasosa em uma amostra de água é reduzida, os gases tendem a ser liberados da solução. Se a pressão gasosa for reduzida para aproximadamente a metade do valor original, o gás será liberado da solução até que seja estabelecido o equilíbrio e a quantidade de gás dissolvido atingirá a metade de seu valor original.

Se a pressão do gás for reduzida a zero, o que é o mesmo que expor a amostra de água a um vácuo, todo o gás será liberado ou extraído da água. Tal extração a vácuo é um meio de remover todo o gás dissolvido de um líquido; de fato, este é um método comumente usado na análise do conteúdo de gás de amostras sanguíneas.

* Os fisiologistas freqüentemente referem-se à *tensão* de um gás em um líquido, ao invés de sua pressão parcial, e definem *tensão* de um gás em solução como a pressão deste gás em uma atmosfera com a qual aquele líquido em particular está em equilíbrio. A principal razão para o uso da palavra *tensão* é que um gás dissolvido não exerce uma pressão mensurável e o termo *pressão parcial* é, por isso, conceitualmente enganoso. Contudo, freqüentemente são encontrados ambos os termos usados de forma intercambiável.

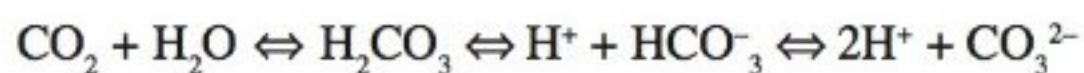
Como o gás dissolvido em um líquido está em equilíbrio com uma dada pressão parcial na fase gasosa, pode-se dizer que o gás no líquido está sob aquela determinada pressão parcial. Se em um recipiente de água, que esteja em equilíbrio com o ar atmosférico, for introduzida, por exemplo, uma pequena bolha de nitrogênio puro, o oxigênio (assim como o dióxido de carbono) se dissipará da água para o interior da bolha, sendo que o equilíbrio será atingido quando a bolha contiver 20,95% de oxigênio. Inicialmente, parte do nitrogênio se dissolverá na água, pois a pressão inicial do nitrogênio na bolha é 1 atm e a tensão na água é apenas 0,79 atm. Contudo, com a entrada de oxigênio, a perda de nitrogênio diminui e as concentrações finais no interior da bolha são aquelas da atmosfera inicial de equilíbrio (este argumento depende de o volume da bolha ser muito pequeno em relação ao volume de água, de modo que não influencie materialmente a concentração de gás na água).

Solubilidade do dióxido de carbono

A solubilidade do dióxido de carbono na água é aproximadamente 30 vezes mais alta que a do oxigênio (ver Tab. 1.3). Contudo, como a quantidade de dióxido de carbono na atmosfera é muito pequena (0,03%), a quantidade total dissolvida na água é também muito reduzida. A quantidade pode ser calculada a partir do coeficiente de solubilidade e da concentração fracionária do dióxido de carbono na atmosfera como segue:

$$\begin{aligned}\text{volume dissolvido CO}_2 &= \frac{1019 \times 0,03}{100} \\ &= 0,3 \text{ ml CO}_2 \text{ por litro de água}\end{aligned}$$

A solubilidade do dióxido de carbono na água é complicada face à reação da água com dióxido de carbono para formar ácido carbônico:



Esta reação é às vezes chamada de reação carbonato, ou bicarbonato, e é de grande importância em diversos processos fisiológicos. O resultado é que o dióxido de carbono, quando dissolvido na água, não persiste estritamente como um dióxido de carbono molecular, ao invés disso, uma porção dele reage com a água para

se transformar em bicarbonato ou carbonato, com a liberação de um ou dois prótons.

Além do bicarbonato e do carbonato formados por esta reação, a água natural contém uma quantidade variável de bicarbonatos e carbonatos, devido a processos biológicos e geológicos. A quantidade total de dióxido de carbono presente na água natural, portanto, pode ser muito elevada e varia com os cátions presentes. A água dura, por exemplo, contém grandes quantidades de bicarbonato de sódio dissolvido, $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, que se somam à quantidade total de dióxido de carbono.

Na água do mar, que é levemente alcalina ($\text{pH} = \text{ca } 8,2$), a quantidade total de dióxido de carbono pode variar entre 34 e 56 ml CO_2 por litro de água (Nicol, 1960) e a quantidade de dióxido de carbono presente como gás dissolvido é ainda aquela que está em equilíbrio com a atmosfera, aproximadamente 0,3 ml CO_2 por litro; o restante está principalmente sob a forma de íon bicarbonato. Assim, apesar do conteúdo de dióxido de carbono da água do mar (e muitas outras águas naturais), a água do mar oceânica ainda tem uma tensão de dióxido de carbono próxima à da atmosfera, 0,23 mmHg (ou 0,031 kPa).

Em uma massa isolada de água, as concentrações de oxigênio e dióxido de carbono podem ser modificadas apreciavelmente. Os dois principais processos são: (1) o oxigênio é formado na fotossíntese pelos vegetais e (2) os vegetais, assim como os animais, usam oxigênio para produzir dióxido de carbono. Durante o dia, a fotossíntese normalmente predomina, de modo que o conteúdo de oxigênio aumenta substancialmente na água, que fica hipersaturada. À noite, por outro lado, animais e vegetais usam oxigênio e produzem dióxido de carbono, quase que esgotando todo o oxigênio disponível.

Estes dois processos biológicos opostos podem levar a condições extremas. Medições feitas numa poça rochosa isolada da região do estirâncio estão apresentadas na figura 1.2. Quando a poça foi isolada do mar durante o dia, a P_{O_2} aumentou em relação ao nível normal na água do mar para 555 mmHg ao entardecer. O dióxido de carbono usado para a fotossíntese era captado da água do mar, mas, como a quantidade dissolvida é pequena, a maior parte do CO_2 foi removida do bicarbonato da água do mar. Tal ocorrência resultou em uma grande alteração do pH da água do mar, que ficou alta-

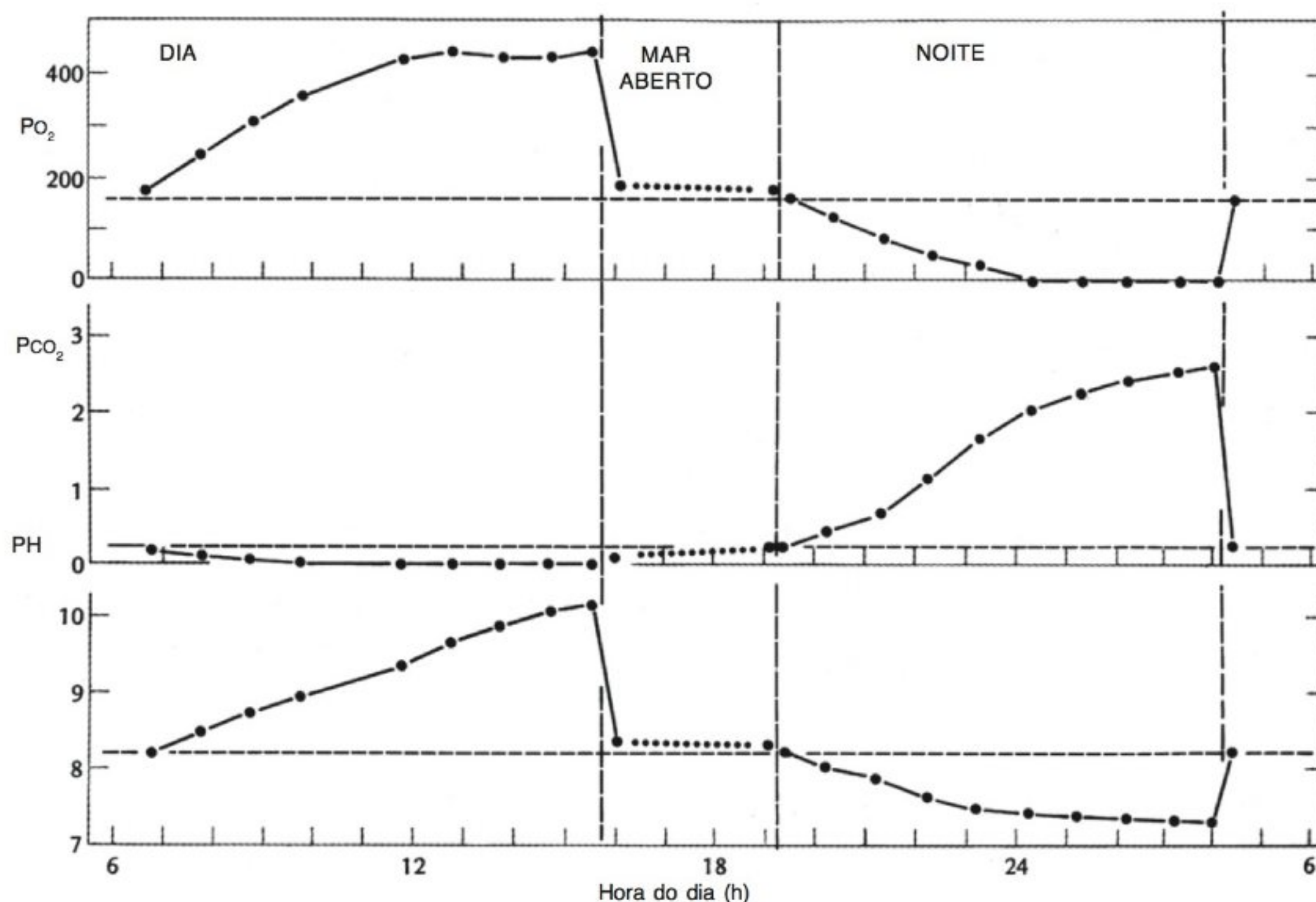


Fig. 1.2 A água numa poça rochosa da região do estirâncio sofre grandes variações; nas tensões do gás quando é isolada do mar na maré baixa. Estes registros foram feitos numa poça rochosa na costa da Bretanha (França). As tensões dos gases, PO_2 e PCO_2 foram medidas em mmHg. O valor normal de cada variável na água do mar está indicado por uma linha pontilhada (Dejours, 1981).

mente alcalina, atingindo um pH de 10,1, enquanto a PCO_2 diminuiu para 10^{-4} mmHg.

Quando, na maré alta no fim da tarde, a poça rochosa uniu-se ao mar aberto, os valores imediatamente alcançaram aqueles da água do mar normal. À noite, quando a poça foi novamente isolada, os organismos que respiram, animais e vegetais, rapidamente removeram o oxigênio, que foi reduzido para valores inferiores a 1,6 mmHg. O pH foi então diminuído para 7,3, uma unidade de pH abaixo daquela da água do mar normal, e a PCO_2 aumentou para 2,7 mmHg. A razão pela qual a PCO_2 aumentou apenas uns poucos milímetros de mercúrio deve-se ao fato de a maioria do CO_2 ter se transformado novamente em bicarbonato.

Variações semelhantes nas tensões dos gases têm sido registradas em água doce. A magnitude das alterações depende das condições locais, da composição da água e das quantidades de vegetais e animais na água. A regra geral é que a tensão do oxigênio tende a aumentar durante o dia, em particular sob a intensa luz solar, podendo cair substancialmente e aproximar-se de zero à noite.

Difusão de gases

Nos órgãos respiratórios dos animais (p. ex., brânquias, pulmões), os gases se difundem entre o ambiente e o organismo; o oxigênio é captado e o dióxido de carbono é liberado pelo animal. Por isso, é de interesse saber

com que velocidade os gases se difundem, suas *velocidades de difusão* (ver Apêndice B). Este assunto precisa de atenção especial, pois muitos biólogos são levados a acreditar que o dióxido de carbono se difunde muito mais rapidamente que o oxigênio. Na realidade, isso não acontece.

A velocidade de difusão de um gás é inversamente proporcional à raiz quadrada de seu peso molecular; o dióxido de carbono é mais pesado que o oxigênio e, portanto, difunde-se mais lentamente. O peso molecular do dióxido de carbono é 44 e do oxigênio 32; as raízes quadradas destes números são 6,6 e 5,7. Como as velocidades de difusão são inversamente proporcionais às raízes quadradas, as velocidades de difusão do dióxido de carbono e oxigênio estão na razão de 5,7/6,6 ou 0,86. Em outras palavras, o dióxido de carbono difunde-se a uma velocidade que é 0,86 vezes a do oxigênio.

Quando o dióxido de carbono difunde-se entre o ar e a água, sua alta solubilidade na água faz com que pareça difundir-se mais depressa. A situação pode ser explicada a partir da figura 1.3. Suponha uma atmosfera contendo oxigênio e dióxido de carbono à pressão de 100 mmHg (as pressões parciais, ou concentrações dos dois gases, são iguais). Cada gás dissolve-se na superfície da água independentemente do outro, em proporção à sua concentração na fase gasosa e ao seu coeficiente de solubilidade. A quantidade dos dois gases dissolvidos na superfície é, portanto, 4,5 ml O₂ por litro e 134 ml CO₂ por litro (a 15°C). Em outras palavras, na superfície a concentração de dióxido de carbono em solução é 30 vezes mais alta que a do oxigênio (29,8 vezes, para ser exato), apesar de na fase gasosa suas concentrações serem iguais.

O dióxido de carbono e o oxigênio difundem-se da superfície para o interior da massa de água. A quantidade de dióxido de carbono dissolvido na superfície é muito maior e mais dióxido de carbono, portanto, difunde-se para o interior da água. As moléculas de dióxido de carbono difundem-se a uma velocidade de 0,86 vezes a das moléculas de oxigênio e a quantidade de dióxido de carbono difundida, relativa à de oxigênio, é $29,8 \times 0,86 = 25,6$.

Entende-se assim que, quando o dióxido de carbono e o oxigênio se difundem a partir de concentrações iguais no ar para o interior da água, a quantidade total de dióxido de carbono difundido é aproximadamente

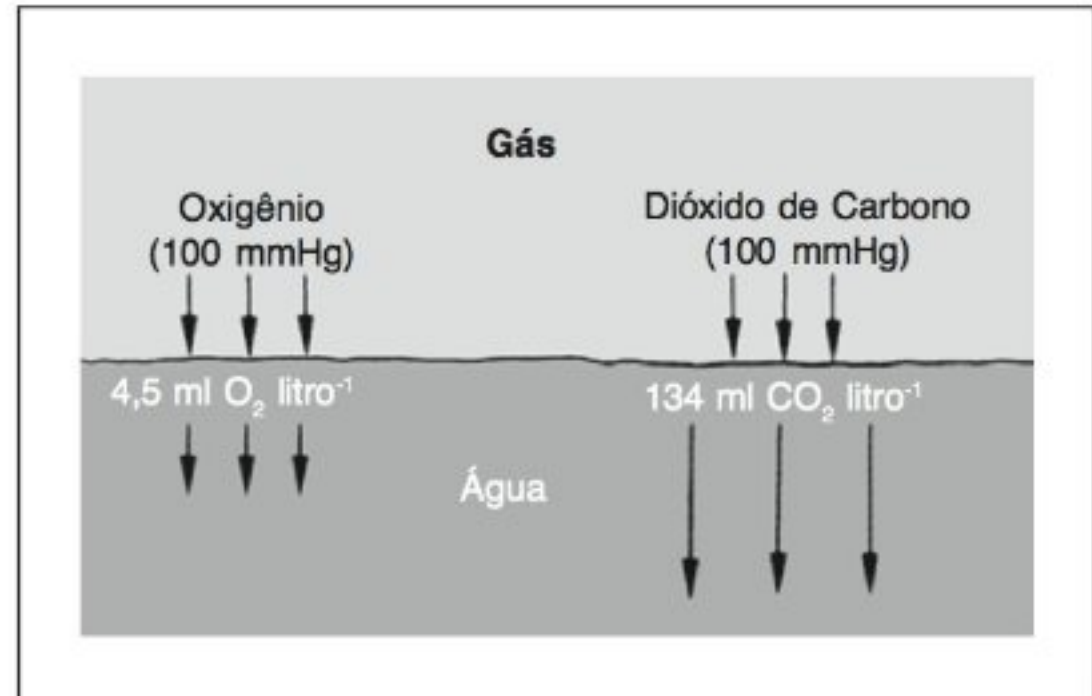


Fig. 1.3 Difusão de oxigênio e dióxido de carbono entre o ar e a água. A quantidade de dióxido de carbono dissolvida na superfície da água (a 15°C) é 29,8 vezes maior que a quantidade de oxigênio quando os dois gases são submetidos à mesma pressão parcial na fase gasosa. As moléculas de dióxido de carbono difundem-se mais lentamente (a uma velocidade que é 0,86 vezes a do oxigênio), mas, devido a sua maior concentração na camada superficial, a quantidade de dióxido de carbono que se difunde a partir da mesma pressão na fase gasosa para o interior da água é 25,6 vezes a quantidade de oxigênio ($29,8 \times 0,86 = 25,6$).

25 vezes maior. Da mesma forma, se as tensões de dióxido de carbono e de oxigênio na água são iguais (neste caso, 100 mmHg na superfície da água), a difusão para a atmosfera é também maior para o dióxido de carbono. É importante observar que a difusão aparentemente mais rápida do dióxido de carbono é apenas aplicável quando a difusão ocorre na água ou entre o gás e a água e refere-se à *tensão* ou à *pressão parcial dos gases ao invés de suas concentrações molares*. Esta rápida difusão é atribuível à maior solubilidade do dióxido de carbono; como uma espécie molecular, o dióxido de carbono ainda se difunde segundo as leis da física (ou seja, um tanto mais lento que o oxigênio).*

COMPARAÇÃO ENTRE A ÁGUA E O AR

As diferenças entre a água e o ar são extremamente importantes para os animais no tocante ao suprimento de oxigênio. Estas diferenças podem ser ilustradas pela

* Em um gás, as concentrações molares são diretamente proporcionais às pressões e não pode surgir confusão quanto à velocidade de difusão.

Tabela 1.5 Comparação entre o ar e a água como meios respiratórios.

	Água	Ar	Razão: água/ar
Concentração de O ₂ (litro/litro)	0,007	0,209	~1:30
Densidade, ρ (kg/litro)	1,000	0,0013	~800:1
Viscosidade dinâmica, (cP)	1	0,02	50:1
Capacidade térmica (cal/litro °C)	1.000	0,31	~3000:1
Condutividade térmica (cal/s em °C)	0,0014	0,000057	~25:1
Coeficiente de difusão, D_{O_2} (cm ² /s)	0,000025	0,198	~1:8.000
D_{CO_2} (cm ² /s)	0,000018	0,155	~1:9.000
Constante de difusão, K_{O_2} (cm ² /atm min)	34×10^{-6}	11	~1:300.000
K_{CO_2} (cm ² /atm min)	850×10^{-6}	9,4	~1:11.000
Litros de meio por litro de O ₂	143	4,8	~30:1
Quilogramas de meio por litro de O ₂	143	0,0062	~23.000:1

comparação de algumas das propriedades físicas da água e do ar, como apresentado na tabela 1.5.

Por exemplo, compare a quantidade de oxigênio disponível na água e no ar. A água em equilíbrio com o ar atmosférico a 15°C contém 7 ml de O₂ por litro (1.000 ml). Estes 7 ml de O₂ pesam 0,01 g e esta quantidade é encontrada em um peso de água 100.000 vezes maior. Para a obtenção de uma dada quantidade de oxigênio, deve-se, portanto, mover 100.000 vezes seu peso* de água pelos órgãos respiratórios.

Em contraste, 1 litro de ar contém 209 ml de O₂, que pesa 280 mg. O restante do ar, 791 ml de N₂, pesa 910 mg. Para a obtenção do oxigênio, deve-se mover apenas 3,5 vezes sua massa de gás inerte. Esta diferença está ilustrada na figura 1.4.

Essa enorme diferença na *massa* do meio inerte tem uma importante consequência: nos sistemas respiratórios aquáticos, o movimento de água é quase sempre unidirecional. Se o fluxo de água fosse para dentro e para fora ou para trás e para frente, uma grande massa de água teria de ser acelerada, em seguida desacelerada, e novamente acelerada em direção oposta. Um alto dispêndio de energia seria necessário para as contínuas modificações na energia cinética da água. Para órgãos respiratórios que utilizam o ar atmosférico, tais como o

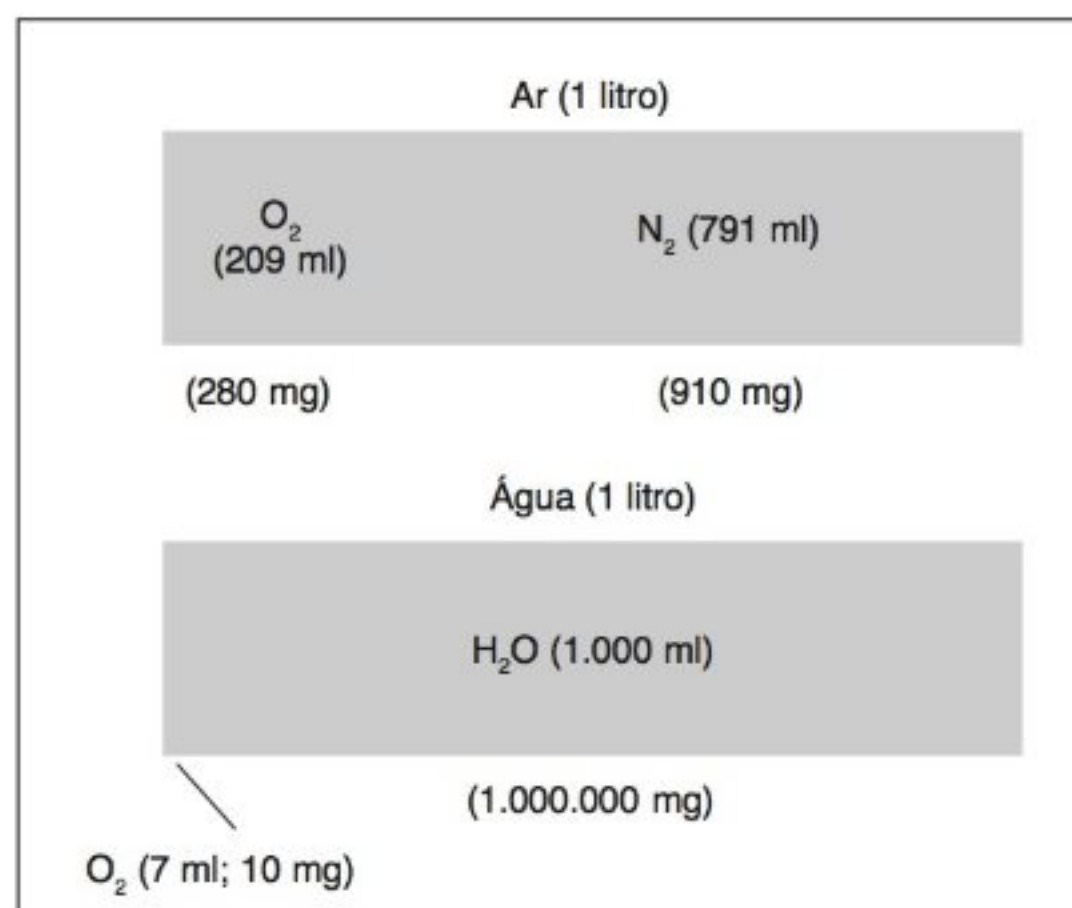


Fig. 1.4 O ar tem um alto teor de oxigênio (21%) e contém gás inerte (nitrogênio) em uma quantidade que pesa apenas 3,5 vezes o peso do oxigênio. Em contraste, a água contém apenas 0,7% de seu volume como oxigênio dissolvido (a 15°C, P_{O_2} 159 mmHg). Neste caso, o peso do meio inerte é 100.000 vezes maior que o peso do oxigênio.

pulmão, um fluxo para dentro e para fora não é muito dispendioso, pois a massa inerte é apenas poucas vezes maior que a massa de oxigênio utilizada. Contudo, os animais de respiração aérea podem usar um fluxo unidirecional de ar, como será visto adiante neste capítulo quando for discutida a respiração das aves e dos insetos.

Além da massa do meio respiratório, um outro fa-

* Mais corretamente, massa. Como na linguagem corrente diz-se que um objeto é pesado quando é determinada sua massa, é bastante comum dizer peso quando se deve dizer massa. Ver nota de rodapé na página 29.

tor contribui para a quantidade de trabalho necessário para movê-la. A água tem uma viscosidade maior que a do ar e isto aumenta o trabalho necessário para bombear o fluido, pois a força motriz deve ser aumentada proporcionalmente à maior viscosidade. Como a energia necessária para mover o fluido aumenta em proporção direta à pressão, ela também aumenta em proporção direta à viscosidade.

A *viscosidade* da água a 20°C é de 1 cP (um centipoise) e a viscosidade do ar é de 0,02 cP (ou seja, a água é aproximadamente 50 vezes mais viscosa que o ar). O trabalho necessário para bombear aumenta proporcionalmente.

Uma outra vantagem da respiração no ar é a alta velocidade de *difusão* de oxigênio, que, à mesma pressão parcial ou tensão, é aproximadamente 10.000 vezes mais rápida que na água (ver Apêndice B). Esta rápida difusão no ar permite dimensões bem diferentes nos órgãos respiratórios. A distância para a difusão de um gás, por exemplo no pulmão, pode ser de diversos milímetros, mas a distância de difusão nas brânquias dos peixes é uma fração diminuta de um milímetro.

Para evitar a *evaporação* desnecessária a partir das superfícies respiratórias, elas não devem ficar livremente expostas ao ar externo. As superfícies de trocas gasosas são normalmente localizadas nas cavidades respiratórias especializadas (pulmões) e isso limita muito o acesso ao ar exterior. A renovação de ar na cavidade é em geral cuidadosamente regulada, não sendo maior que o ditado pela demanda de oxigênio.

A *troca de gases* através da superfície corpórea é normalmente possível apenas em um habitat: úmido. As minhocas, por exemplo, nas quais toda a troca de gases respiratórios ocorre através da superfície corpórea, são bastante suscetíveis à perda de água. Vivem em habitats úmidos e se permanecerem expostas na superfície da terra rapidamente se ressecam e morrem.

Com relação à água e à necessidade de troca gasosa, os vegetais estão realmente numa situação bem pior que os animais. Os vegetais precisam de dióxido de carbono para a fotossíntese e devem obter este gás a partir do ar, que, como foi visto, contém somente 0,03% CO₂ (0,23 mmHg). O gradiente de difusão do dióxido de carbono para o interior do vegetal é, portanto, extremamente pequeno. Mesmo que o vegetal possa manter uma concentração zero de dióxido de carbono no inte-

rior de seus tecidos, a força motriz para a difusão de dióxido de carbono não é mais que 0,23 mmHg. A pressão de vapor de água dos tecidos dos vegetais varia com a temperatura; a 25°C é de 24 mmHg (3,2 kPa). A força motriz para a difusão da água para o ar seco é, portanto, 24 mmHg. No ar úmido é menor; a 50% de umidade relativa, por exemplo, é a metade. De qualquer forma, a magnitude da pressão de vapor que direciona a difusão de água para o meio externo é aproximadamente 100 vezes maior que a pressão que direciona para o meio interno a difusão de dióxido de carbono. Como consequência desta situação desfavorável, os vegetais têm uma necessidade muito maior de água.

A situação dos vegetais é comparada com a dos animais na figura 1.5. Nos animais, a força motriz do oxigênio direcionada para o interior corresponde a 21% de O₂ no ar, ou 159 mmHg (21,2 kPa). A 25°C, a força motriz em direção ao exterior que leva à perda de água para o ar seco corresponde a 24 mmHg, ou somente uma pequena fração da pressão de oxigênio direcionada para o interior. Mesmo a temperaturas elevadas, p. ex., 37°C, a pressão de vapor da água é pequena comparada com a pressão para o movimento do oxigênio em direção ao interior. Há, assim, um grande contraste entre o equilíbrio desfavorável de água que os vegetais devem enfrentar e a alta concentração favorável de oxigênio desfrutada pelos animais (pelo menos, é o que se espera).

Um meio de os vegetais reduzirem a perda de água associada à fotossíntese e obtenção de CO₂ é usado por muitas plantas resistentes à seca, sendo o abacaxi de especial interesse. Durante a noite, quando a umidade do ar está alta, estas plantas abrem seus estômatos e o CO₂ pode difundir-se com uma menor perda de água do que ocorreria durante o dia. É claro que o CO₂ não pode ser fotossintetizado no escuro, mas fica armazenado no vegetal, na forma de ácido málico. Durante o dia, os estômatos permanecem fechados, reduzindo assim a perda de água, e a luz solar disponível é usada para a fotossíntese do CO₂ armazenado.

Este processo é conhecido como respiração MAC. O nome é derivado do termo “metabolismo do ácido crassuláceo”, mas o fenômeno não é restrito aos vegetais da família *Crassulaceae*. Muitas outras plantas obtêm CO₂ à noite com acúmulo de ácido málico, seguido de sua depleção e fotossíntese durante o dia (Kluge e Ting, 1978).

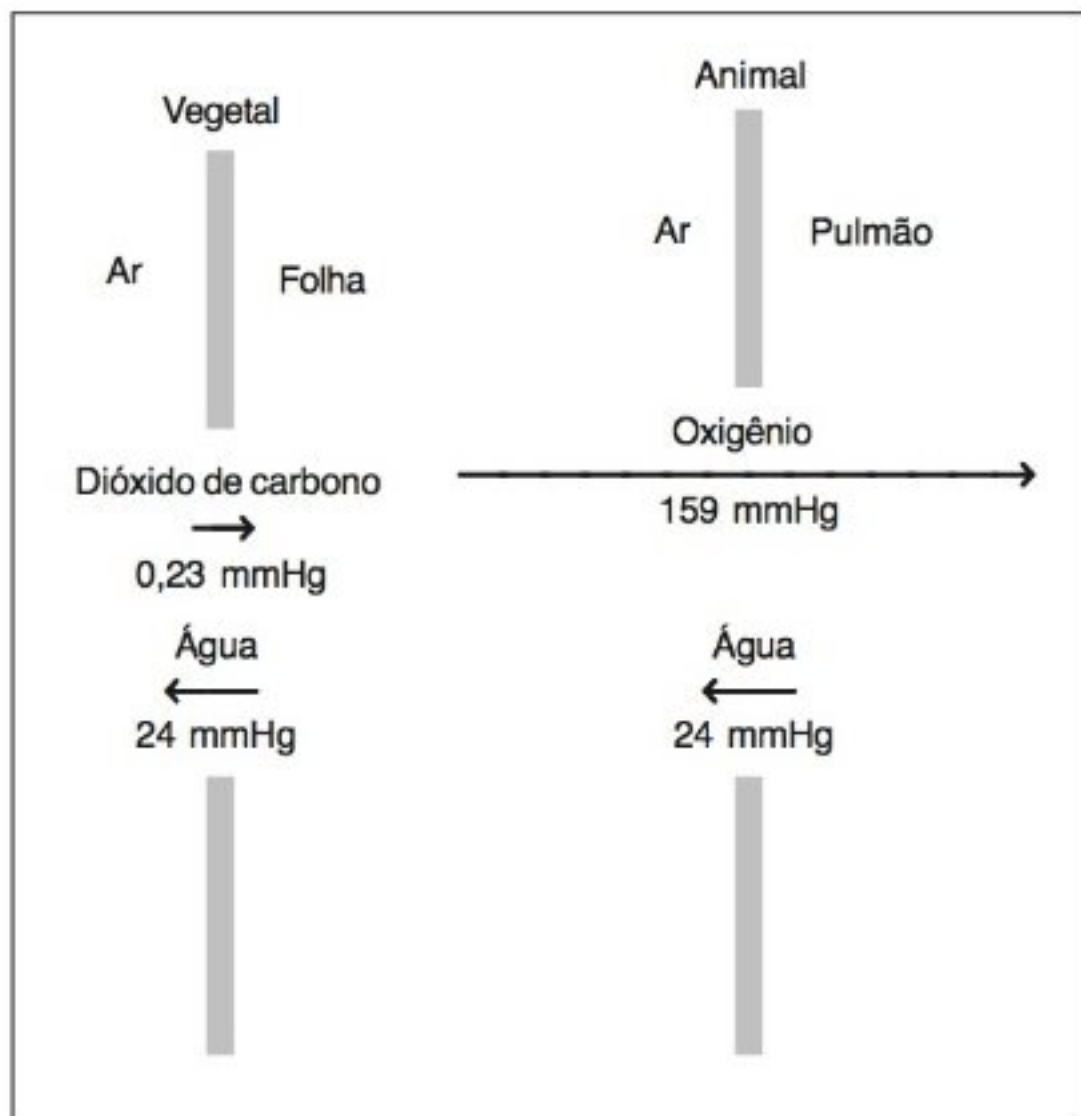


Fig. 1.5 Para os vegetais é difícil obter, através da difusão, dióxido de carbono da atmosfera sem incorrer numa enorme perda relativa de água. Para os animais obterem oxigênio, a perda de água representa um problema menor por causa da alta pressão parcial do oxigênio no ar (aproximadamente 700 vezes mais alta que a pressão do dióxido de carbono).

Com o conhecimento das propriedades físicas dos gases no ar e na água, podemos então voltar a nossa atenção para a questão de como os animais conseguem viver e ser ativos em conformidade com estas.

RESPIRAÇÃO NA ÁGUA

Alguns dos ajustes mais simples para a troca de gases respiratórios são encontrados nos animais aquáticos. Muitos pequenos organismos obtêm oxigênio por difusão, através das superfícies do corpo, sem a presença de quaisquer órgãos respiratórios especiais e na ausência de circulação sangüínea. Os animais maiores e mais complexos freqüentemente apresentam superfícies especializadas para a troca de gases e também um sistema sangüíneo para transportar o oxigênio mais rapidamente que o processo de difusão sozinho poderia fazê-lo.

Animais sem órgãos respiratórios especiais

A forma geométrica mais simples de um organismo é a esfera. Para as considerações aqui feitas é importante que uma esfera tenha a menor superfície possível em relação a um dado volume; qualquer desvio da forma esférica implica num aumento relativo da área de superfície. Se for admitido que um organismo esférico deva ser suprido de oxigênio por difusão através da superfície, e daí para todas as porções do corpo, a mais longa distância de difusão é a da superfície para o centro.

Para o oxigênio atingir o centro, a sua concentração na superfície deve ser de uma certa magnitude, pois, à medida que o oxigênio se difunde para o interior, ele vai sendo consumido pelo metabolismo do organismo. A tensão de oxigênio necessária na superfície, suficiente para suprir todo o organismo de oxigênio por difusão, pode ser calculada por meio de uma equação elaborada por E. Newton Harvey (1928), que era muito conhecido por seus estudos de organismos luminescentes no mar:

$$F_{O_2} = \frac{\dot{V}_{O_2} r^2}{6 K}$$

Nesta equação, F_{O_2} é a concentração de oxigênio na superfície expressa em frações de uma atmosfera, \dot{V}_{O_2} é a taxa de consumo de oxigênio em cm^3 de oxigênio por cm^3 de tecido por minuto, r é o raio da esfera em centímetros e K é a constante de difusão em centímetros quadrados por atmosfera por minuto. K significa os centímetros cúbicos de oxigênio que se difundirão por minuto através de uma área de 1 cm^2 quando o gradiente for de 1 atm cm^{-1} . Para uma discussão adicional sobre difusão, ver o Apêndice B.

Tomando-se como exemplo hipotético um organismo esférico com um raio de 1 cm , um consumo de oxigênio de $0,001 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ e uma constante de difusão de $11 \times 10^{-6} \text{ cm}_2 \text{ atm}^{-1} \text{ min}^{-1}$ (a mesma para o tecido conjuntivo e muitos outros tecidos animais), verifica-se que a concentração de oxigênio na superfície, necessária para suprir todo o organismo até o centro por difusão, é de 15 atm . Isto revela claramente que o organismo não pode ser suprido apenas por difusão se tiver a taxa metabólica postulada, que, por acaso, é muito baixa mesmo para um invertebrado.

A conclusão é que o organismo, para ser suprido de oxigênio, deve ser bem menor ou apresentar uma

taxa metabólica bem mais baixa. Considere um organismo menor, com um raio de 1 mm. Observa-se, então, que a concentração de oxigênio necessária na superfície é de 0,15 atm. Como a água bem arejada está em equilíbrio com a atmosfera, que contém 0,21 atm de oxigênio, tal organismo poderia obter oxigênio suficiente apenas por difusão, algo bastante possível.

Se forem considerados animais reais, verifica-se que esses cálculos têm fornecido ordens de grandeza bastante razoáveis. Os organismos que são supridos de oxigênio apenas por difusão (p. ex., protozoários, platelmintos) são na maioria das vezes muito pequenos, menores que 1 mm, ou têm taxas metabólicas bastante baixas, como as águas-vivas. Apesar de uma água-viva poder ser bastante grande, pode conter menos que 1% de matéria orgânica; o restante são água e sais. Ela tem uma taxa média de consumo de oxigênio muito baixa e as células metabolicamente ativas estão localizadas ao longo da superfície, em que as distâncias de difusão são relativamente curtas.

Um organismo que não apresenta a forma esférica tem uma superfície relativa maior e uma distância de difusão menor que uma esfera. Isso é válido para uma variedade de organismos relativamente simples. Eles são achatados ou filamentosos, têm pseudópodes, ou superfícies bastante extensas ou complexas (tais como, corais e esponjas) e podem assim obter oxigênio suficiente por difusão, apesar de alguns poderem ser muito maiores que os tamanhos usados nos cálculos anteriores.

Animais com órgãos respiratórios

Apesar de um organismo pequeno poder conseguir oxigênio suficiente por difusão através da superfície, geralmente isto não vale para organismos maiores. É claro que qualquer forma que não seja esférica tem uma superfície maior e as distâncias de difusão são também reduzidas. Contudo, na maioria dos casos, isso não é suficiente e são observados órgãos respiratórios especializados com superfícies muito aumentadas. Frequentemente, esses órgãos também exibem uma cutícula mais fina do que nas outras partes do corpo, facilitando assim a troca de gases.

Se a superfície respiratória estiver voltada para o lado externo, formando uma evaginação, o órgão resultante é normalmente chamado de *brânquia*. Secundariamente, uma brânquia pode estar no interior de uma

cavidade, tal como em um peixe, mas isto não muda o fato de que seja fundamentalmente evaginação.

Se a superfície corpórea geral estiver voltada para o lado interno, ou invaginada, a cavidade resultante é chamada de *pulmão*. Os pulmões humanos são um bom exemplo, apesar de serem secundariamente muito subdivididos e terem uma estrutura bastante complexa. Existem pulmões mais simples; um caracol terrestre pulmonado, por exemplo, tem um pulmão que é um pouco mais que uma simples invaginação do tipo sacular na qual ocorre a troca de gases. O termo *pulmão* é usado tanto se o meio respiratório for a água como o ar.

Os insetos têm uma forma especial de sistema respiratório. Pequenas aberturas na superfície corpórea do inseto unem-se a um sistema de tubos (*traquéias*) que se ramifica e se distribui para todas as partes do corpo. Neste caso, o órgão respiratório combina um sistema de distribuição (os tubos) com o sistema de troca de gases, pois a maior parte do gás passa através das paredes das ramificações mais finas deste sistema e difunde-se diretamente para as células.

Em geral, as brânquias servem principalmente para a respiração aquática e os pulmões para a respiração aérea. Existem exceções: os pepinos-do-mar têm pulmões aquíferos nos quais parece ocorrer a maior parte da troca de gases. As brânquias podem também ser modificadas para o uso no ar, mas em geral são inadequadas para a respiração aérea. Por exemplo, a maioria dos peixes quando retirados da água rapidamente se asfixiam, apesar de haver muito mais oxigênio no ar que na água. A razão é que na água o peso das brânquias é bem sustentado, mas no ar elas não conseguem sustentar o próprio peso.

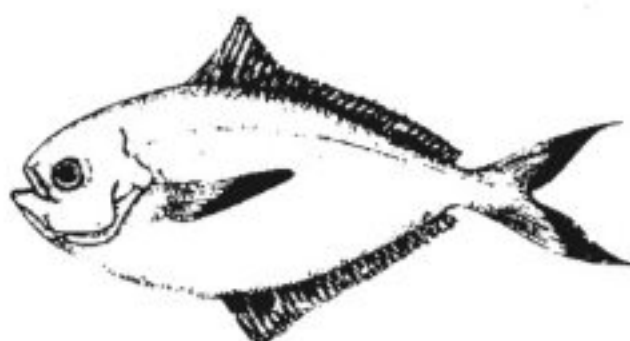
Isso ocorre porque um órgão respiratório efetivo requer: (1) grande superfície e (2) cutícula fina. Ambas as necessidades tornam difícil prover a rigidez mecânica necessária para sustentar uma brânquia no ar. Além disso, no ar as superfícies das brânquias dos peixes tendem a grudar-se por causa da adesão de superfície. Portanto, a área superficial exposta ao ar é reduzida a uma fração mínima em relação àquela exposta à água, impedindo significativamente a captação de oxigênio.

Ventilação das brânquias

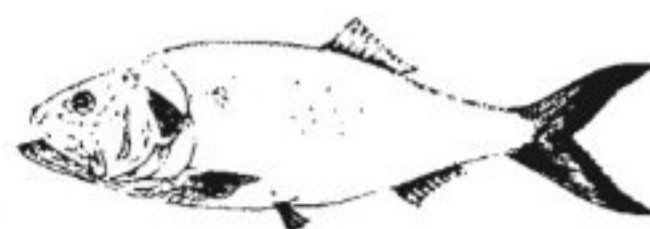
Se uma brânquia remover oxigênio de água completamente estagnada, a camada estacionária de água,



Cavala – 2551



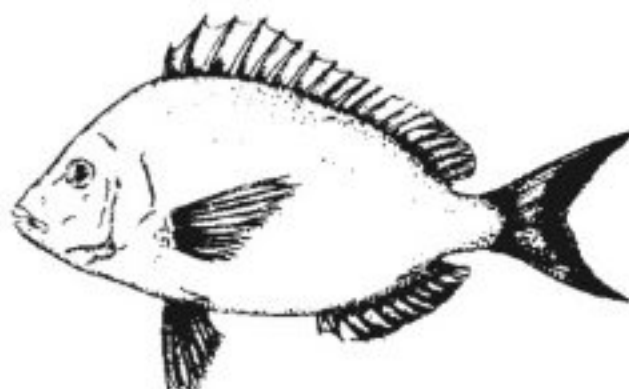
Gumelo – 1725



Savelha, Saboga – 1685



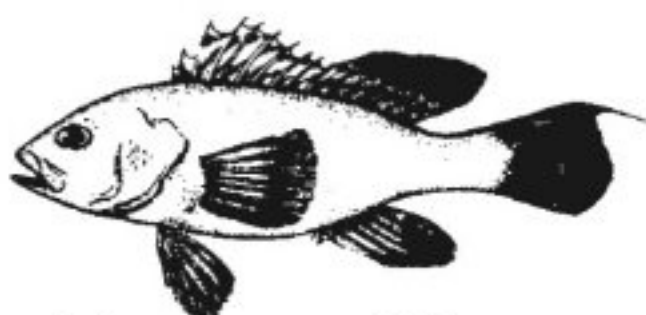
Peixe-piloto – 1532



Pargo – 1323



Truta do Mar – 1253



Labro do mar – 1111



Enguia – 902



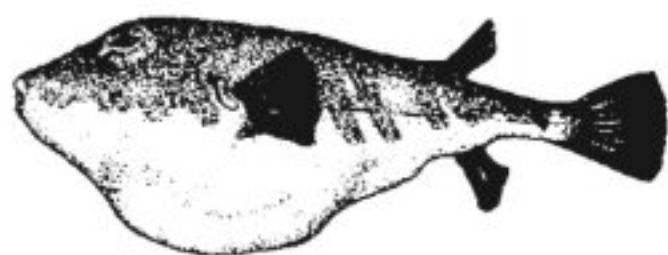
Rêmora – 892



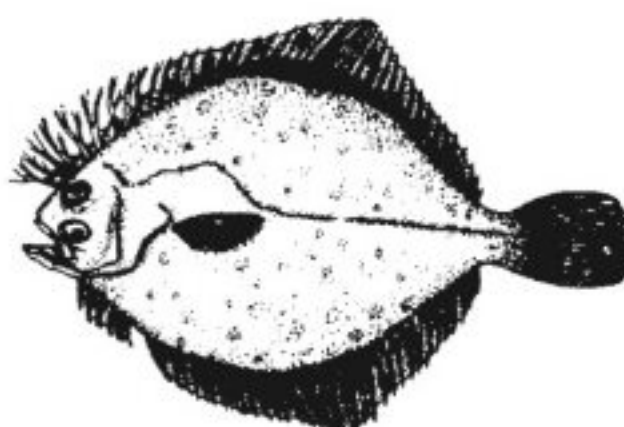
Pintarroxo do mar, vermelho – 805



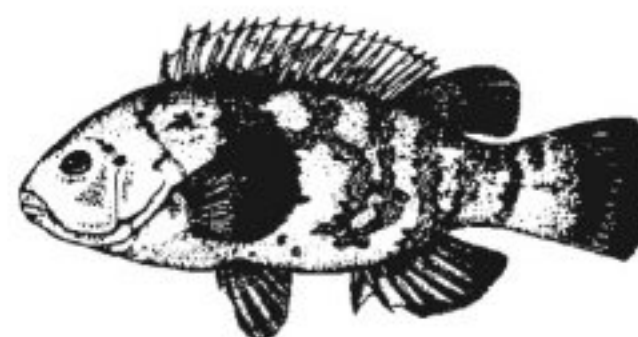
Pintarroxo do mar, marrom – 712



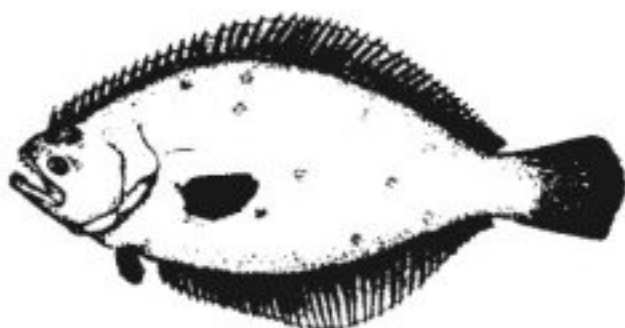
Baiacu – 505



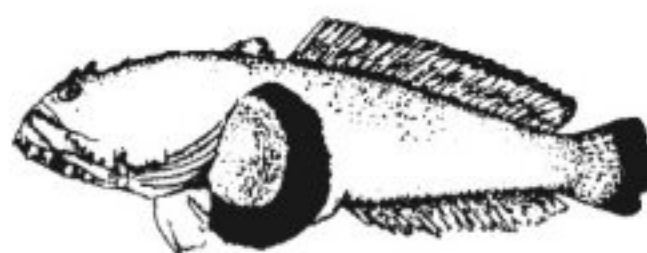
Window pane – 462



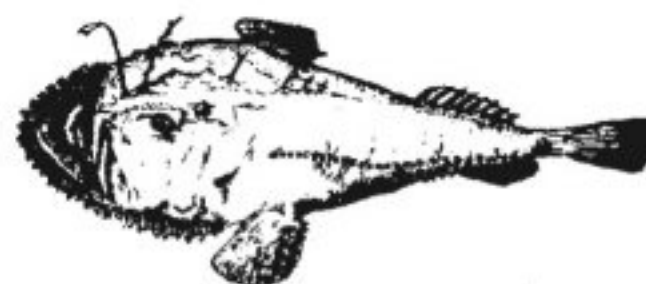
Pescada negra – 442



Linguado, Solha – 268



Peixe-sapo – 137



Peixe-ganso – 51

imediatamente adjacente, logo terá o seu conteúdo de oxigênio esgotado. A renovação desta água é, portanto, importante para o suprimento de oxigênio e vários dispositivos mecânicos servem para aumentar o fluxo de água sobre a superfície da brânquia. O fluxo aumentado pode ser conseguido de duas formas: pela movimentação da brânquia pela água ou da água sobre a brânquia.

A movimentação da brânquia através da água é viável apenas para pequenos organismos. Algumas larvas de insetos aquáticos – larvas de insetos da família *Ephemeridae*, por exemplo – ventilam suas brânquias desta forma. A dificuldade reside no fato de que, se a brânquia é movida através da água com sua base servindo como um ponto de pivô, a força necessária para superar a resistência ao movimento é muito grande. Essa resistência aumenta com o quadrado da velocidade linear do órgão e, portanto, a energia necessária para a movimentação da brânquia aumenta na mesma proporção. A força mecânica desenvolvida pela brânquia também precisaria ser aumentada, novamente com o quadrado da velocidade linear, como ocorre com a força aplicada junto à base da mesma para fazê-la movimentar através da água. A grande salamandra aquática norte-americana conhecida como *mudpuppy* (*Necturus*) movimenta suas brânquias, mas muito lentamente.

A movimentação da água sobre a superfície respiratória é uma solução muito mais factível. O movimento pode ser realizado pela ação de cílios, como nas brânquias dos mexilhões e mariscos. As esponjas movimentam a água através de seus óstios pela ação de flagelos.

A movimentação da água por meio de um dispositivo semelhante a uma bomba mecânica é mais comum. Os peixes e caranguejos, por exemplo, movimentam dessa forma água sobre suas brânquias. Em realidade, é menos dispendioso movimentar a água lentamente sobre uma grande superfície que movê-la rapidamente sobre uma superfície menor.

Para alguns animais, a própria locomoção contribui para o movimento da água. Isso é verdadeiro para muitos peixes do mar; o atum de grande porte, que nada rapidamente, tem opérculos praticamente imóveis e

obtem o alto fluxo de água necessário sobre as brânquias ao nadar rapidamente. Ele provavelmente não sobrevive caso seja impedido de nadar livremente e, quando em cativeiro, é comum mantê-lo em grandes tanques circulares de modo que possa movimentar-se sem encontrar obstáculos.

Igualmente para a lula e o polvo, existe uma estreita correlação entre a locomoção e o fluxo de água sobre as brânquias. A lula ou o polvo ventilam suas brânquias levando água para o interior da cavidade do manto e, ao ejetá-la pelo sifão, o animal é impulsionado na água por *propulsão a jato*. Neste caso, o sistema ventilatório é modificado para a locomoção, mas, como acontece com os peixes, um aumento da natação leva a um aumento da demanda por oxigênio, que é automaticamente provido em grande quantidade.

Outras funções das brânquias

As brânquias podem ter outras funções além da troca de gases respiratórios e, às vezes, fica difícil decidir qual é a função principal, ou única, de uma brânquia. Algumas, chamadas de brânquias anais das larvas de mosquito, agem na regulação osmótica: absorvem os íons da água e é duvidoso que exerçam qualquer papel importante na respiração. As brânquias de peixes e caranguejos ajudam na regulação osmótica, mas nestes casos é bastante claro que elas também possuem como função principal a respiração.

Para avaliar o papel nas trocas gasosas de uma brânquia ou outro eventual órgão respiratório, deve-se obter informação sobre a quantidade de oxigênio captada, e de preferência também sobre o dióxido de carbono liberado por meio deste órgão. Ao comparar isso com o consumo de oxigênio de todo o organismo, é possível verificar se o órgão é responsável por toda a captação de oxigênio, uma grande parte, uma pequena parte, ou simplesmente uma quantidade trivial.

Se um organismo possuir órgãos respiratórios definidos e bem desenvolvidos, haverá geralmente a necessidade de um sistema circulatório para transportar o oxigênio para as várias partes do corpo. (Isso não é válido para o sistema traqueal dos insetos, que, a princípio, é independente de um sistema circulatório).

As brânquias de mexilhões e vôngoles foram mencionadas anteriormente por estabelecerem correntes de água por ação ciliar. As brânquias dos bivalves filtra-

Fig. 1.6 Peixes extremamente ativos e que nadam rapidamente têm as áreas branquiais maiores que as dos peixes lentos e que vivem no fundo. O número depois de cada nome indica a superfície total das brânquias, expressa em unidades arbitrárias por grama de peso corpóreo do peixe (I.E. Gray, baseado em Gray, 1954).

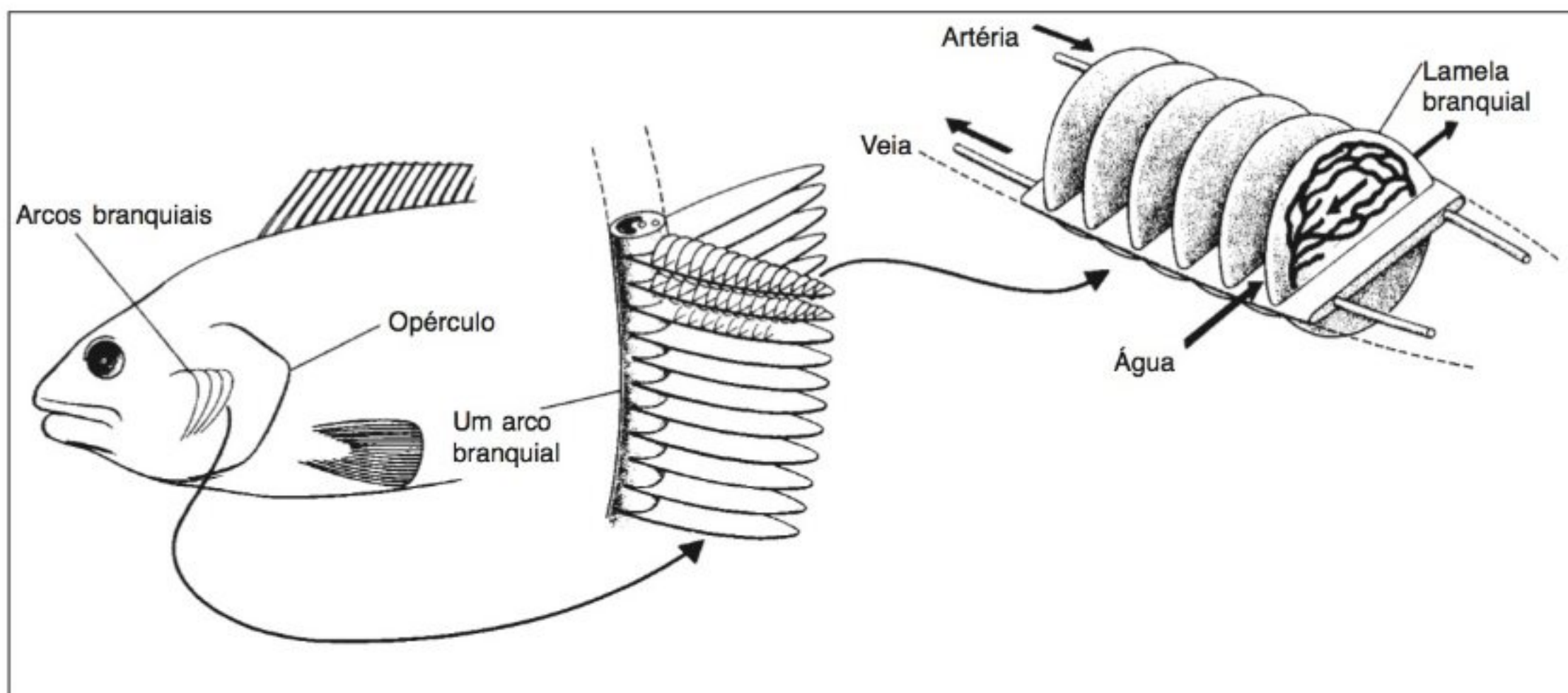


Fig. 1.7 As brânquias de um peixe consistem de vários arcos branquiais de cada lado. Cada arco possui duas fileiras de filamentos. Cada filamento possui lamelas finas e paralelas, com a aparência de pequenas placas. Nestas lamelas, o sangue flui em direção oposta à da água que flui entre as lamelas (Randall, 1968).

dores de alimento encontram-se dispostas de tal forma que funcionam como uma peneira, retendo partículas que ficam suspensas na água, que depois são levadas à boca e ingeridas. As brânquias, portanto, exercem uma função principal na ingestão de alimento; permanece ainda incerto se elas também são importantes nas trocas gasosas. Os bivalves, de maneira geral, têm taxas metabólicas bastante baixas e é possível que a superfície do manto seja suficiente para prover as trocas gasosas necessárias.

Troca gasosa e fluxo de água

O fato de que a área de superfície de uma brânquia deva ser grande o suficiente para prover uma troca de gases adequada é bem definido nos peixes. As brânquias dos peixes altamente ativos apresentam as maiores áreas relativas (Fig. 1.6). A área de superfície da brânquia da cavala que nada rápido, expressa por unidade de peso, é aproximadamente 50 vezes maior que a do lento peixe-ganso que vive no fundo do mar.

Para que as trocas gasosas sejam adequadas, são necessários uma alta velocidade de fluxo de água e um estreito contato entre a água e a brânquia. Isto é conseguido por meio da estrutura anatômica do aparelho branquial. As brânquias encontram-se no interior da cavidade branquial, a qual dá proteção a estes frágeis órgãos

e permite, de forma igualmente importante, que a água passe sobre estas da maneira mais efetiva possível. Uma vantagem especial é conseguida por meio de um arranjo que faz com que a corrente de água sobre a brânquia e o sangue no interior dela fluam em direções opostas. Tal é denominado de *fluxo contracorrente*. Para entender a importância dessa disposição, é necessário conhecer a estrutura da brânquia (Fig. 1.7).

Fluxo contracorrente

As brânquias dos peixes consistem de diversos *arcos branquiais* principais de cada lado. De cada arco branquial estendem-se duas fileiras de *filamentos branquiais*. As pontas desses filamentos, provenientes de arcos adjacentes, encontram-se forçando a água a fluir entre os filamentos. Cada filamento possui *lamelas* achatadas, densamente enfileiradas. As trocas gasosas ocorrem nessas lamelas à medida que a água flui entre elas em uma direção e o sangue, na direção oposta.

Esse tipo de fluxo contracorrente tem uma importante consequência. Quando o sangue está saindo da lamela branquial, ele encontra água cujo oxigênio ainda não foi removido. Dessa forma, esse sangue obtém oxigênio da água que tem ainda o conteúdo de oxigênio da água inspirada, permitindo que o conteúdo de oxigênio do sangue atinja o nível mais alto possível. À

medida que a água corre entre as lamelas, ela encontra o sangue com um conteúdo cada vez mais baixo de oxigênio e, portanto, continua a liberar mais oxigênio. Assim, a lamela, ao longo de toda sua extensão, serve para captar o oxigênio da água, e esta, por sua vez, pode deixar a brânquia tendo perdido de 80 a 90% de seu conteúdo inicial de oxigênio (Hazelhoff e Evenhuis, 1952). Isso é considerado uma extração bastante alta de oxigênio; por outro lado, os mamíferos removem apenas aproximadamente um quarto do oxigênio presente no ar do pulmão antes que seja expirado.

O efeito das trocas gasosas pelo sistema de contracorrente pode ser expresso em um diagrama (Fig. 1.8). Essa figura mostra como o sangue, à medida que flui através das lamelas branquiais, obtém cada vez mais oxigênio cuja tensão se aproxima à da água que entra. A água que sai tem a maior parte de seu oxigênio removido, apresentando uma tensão muito mais baixa que a do sangue que deixa a brânquia. Se os fluxos de água e sangue corresse na mesma direção, isso seria impossível, pois o sangue poderia, no máximo, alcançar a tensão de oxigênio da água que flui para o exterior. Como o bombeamento de água sobre as brânquias precisa de energia, o fluxo contracorrente, que leva a uma maior extração de oxigênio, também reduz o custo energético do bombeamento.

Acreditava-se, anteriormente, que os tubarões não apresentassem fluxo contracorrente em suas brânquias, apesar de serem excelentes nadadores e, possivelmente, tivessem órgãos respiratórios que funcionassem de forma extraordinária. Contudo, os tubarões realmente apresentam fluxo contracorrente em suas brânquias (Grigg, 1970).

O fluxo contracorrente é também encontrado nas brânquias de alguns caranguejos, mas neles a eficiência de remoção de oxigênio da água frequentemente é muito menor que nos peixes. Em parte, isso ocorre porque o fluxo de água é menos efetivo, mas é provável que seja devido principalmente à maior barreira de difusão brânquia-sangue. A última explicação parece valer para o caranguejo de praia europeu (*Carcinus*), no qual a extração de oxigênio, apesar do fluxo contracorrente, varia entre 7 e 23% (Hughes e col., 1969). Em outros caranguejos, por exemplo o caranguejo da espécie *Cancer magister*, a extração de oxigênio da água respirada frequentemente excede 50% (McDonald e col., 1980).

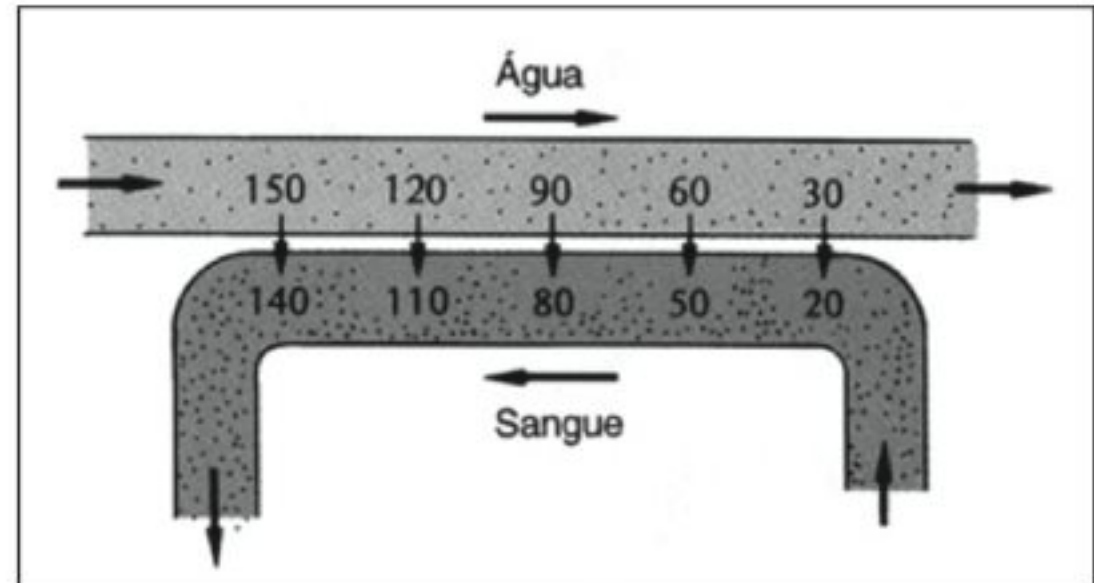
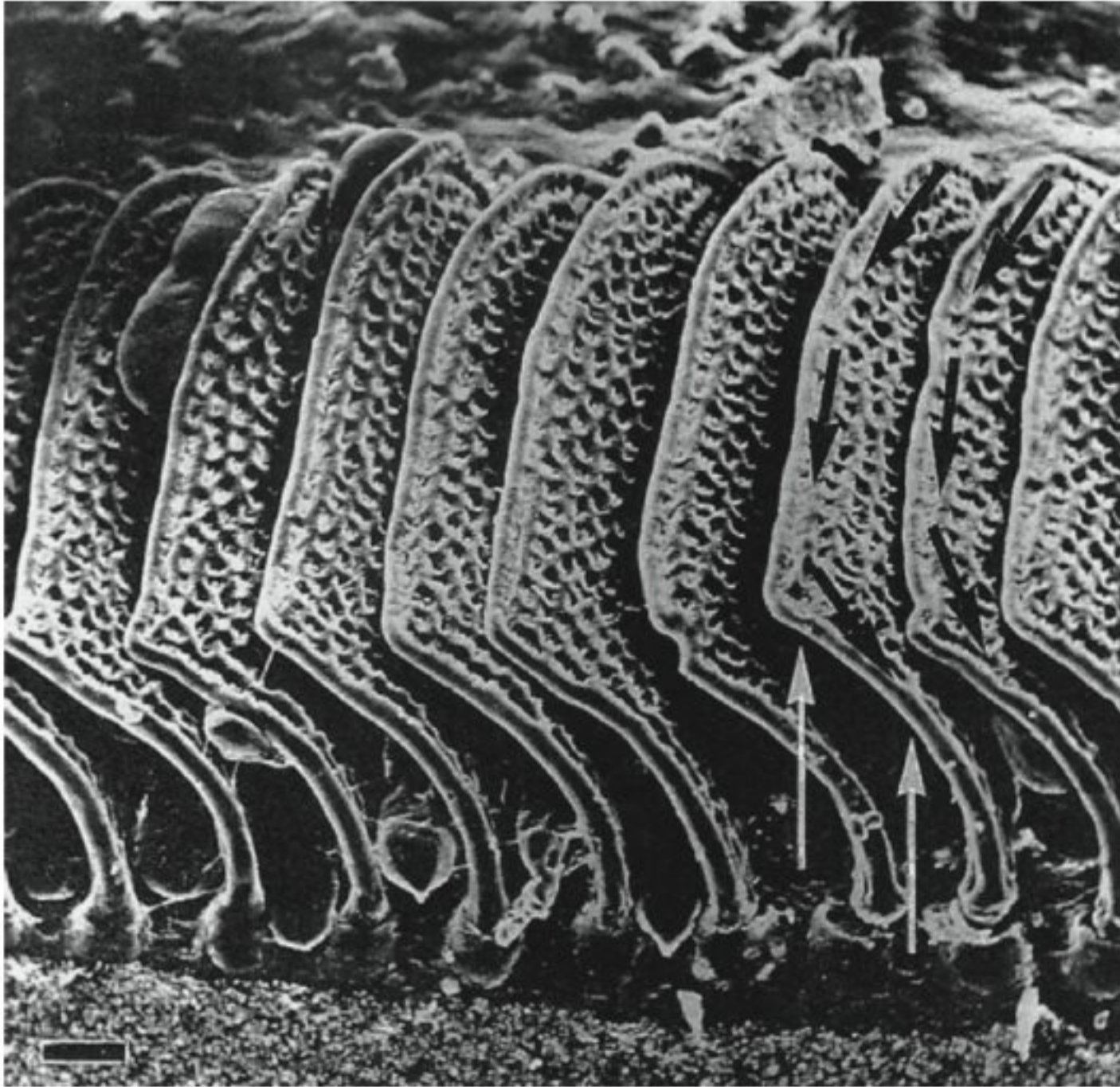


Fig. 1.8 Diagrama do fluxo contracorrente nas brânquias de peixes. Os números indicam as pressões parciais de oxigênio (P_{O_2}) na água e no sangue. O sangue entra na brânquia com uma P_{O_2} baixa (neste exemplo, 20 mmHg) e o oxigênio difunde-se da água para o sangue. À medida que o sangue flui ao longo da lamela, mais e mais oxigênio é captado da água e, assim que sai da lamela, alcança aproximadamente a P_{O_2} da água que entra, rica em oxigênio. A água, fluindo em direção oposta, perde gradualmente mais e mais oxigênio e deixa a brânquia depois de ter perdido a maior parte de seu conteúdo de oxigênio.

Resistência branquial. Pelo fato de as lamelas nas brânquias dos peixes estarem muito próximas, tem sido sugerido que há uma alta resistência e virtualmente nenhum fluxo de água entre elas. Pode haver mais de 30 ou 40 lamelas por milímetro, com um espaço menor que 0,02 mm, entre elas. A pressão que impulsiona a água através das brânquias é frequentemente menor que 10 mmH₂O e essa baixa pressão parece ser insuficiente para impulsionar a água através do espaço reduzido.

Uma análise cuidadosa desse problema foi realizada por Hughes (1966), baseada na largura da passagem entre as lamelas, sua altura e comprimento. Usando uma forma modificada da equação de Poiseuille (ver Cap. 3), Hughes calculou que o fluxo através das brânquias de um ciprinídeo (*Tinca*) de 150 g, para uma pressão de 5 mmH₂O, seria 10,1 ml s⁻¹. O volume normal de água bombeada através das brânquias desse peixe é de aproximadamente 1 a 2 ml s⁻¹; a conclusão evidente é que as lamelas branquiais não oferecem muita resistência ao fluxo, pois permitiriam um fluxo maior que aquele que realmente ocorre no peixe vivo. Cálculos semelhantes para mais de uma dúzia de outras espécies de peixe revelaram que em todos os casos os volumes ventilatórios calculados poderiam facilmente ser maiores que aqueles medidos no peixe vivo.



BRÂNQUIA DE PEIXE Micrografia eletrônica de varredura dos filamentos; da brânquia de um esturjão (*Acipenser transmontanus*). As setas brancas indicam a direção do fluxo de água e as pretas indicam o fluxo de sangue. A barra no canto superior esquerdo representa 0,05 mm (Burggren e col., 1979; cortesia de Warren W. Burggren, Universidade de Massachusetts).

É interessante notar que os maiores fluxos de água são encontrados em alguns peixes da Antártica, os chamados peixes gelados, que são muito incomuns, pois não apresentam hemoglobina no sangue. Mais adiante será novamente abordado esse tipo peculiar de peixe e como consegue viver sem o mecanismo normal de transporte sanguíneo de oxigênio.

Bombeamento da água

Para mover a água sobre as brânquias, os peixes teleósteos fazem uso do bombeamento combinado da boca e dos opérculos, com o auxílio de válvulas adequadas para controlar o fluxo. Um modelo deste bombeamento é apresentado na figura 1.9. Em realidade, o sistema consiste de duas bombas. O volume da primeira, a cavidade bucal, pode ser aumentado pelo abaixamento da mandíbula e especialmente do assoalho da boca. O volume da segunda, a cavidade opercular, pode ser aumentado por movimentos dos opérculos enquanto o refluxo de água ao longo das bordas é impedido por um prolongamento de pele que atua como uma válvula

passiva. O diagrama mostra apenas uma bomba opercular; em realidade, existem duas câmaras operculares, uma de cada lado.

A ação das duas bombas é tal que um fluxo de água através das brânquias é mantido aproximadamente por todo o ciclo respiratório. Esse fluxo continua, embora a pressão na boca, durante parte do ciclo, possa ser menor que na água circundante; a razão é simplesmente porque a pressão nas cavidades operculares é mantida mais baixa que na boca.

Isso fica evidente a partir de registros de pressão feitos na boca e nas cavidades operculares durante o ciclo respiratório (Fig. 1.10). O gráfico revela que as alterações de pressão são sincronizadas com os movimentos da boca e dos opérculos. Além disso, a diferença entre as pressões na boca e nas cavidades operculares (como mostrado pela curva na parte inferior do gráfico) permanece positiva quase que por todo o ciclo e gera a pressão que impulsiona água através das brânquias. Apenas durante um breve momento existe uma leve inversão da pressão. Os detalhes das curvas de pres-

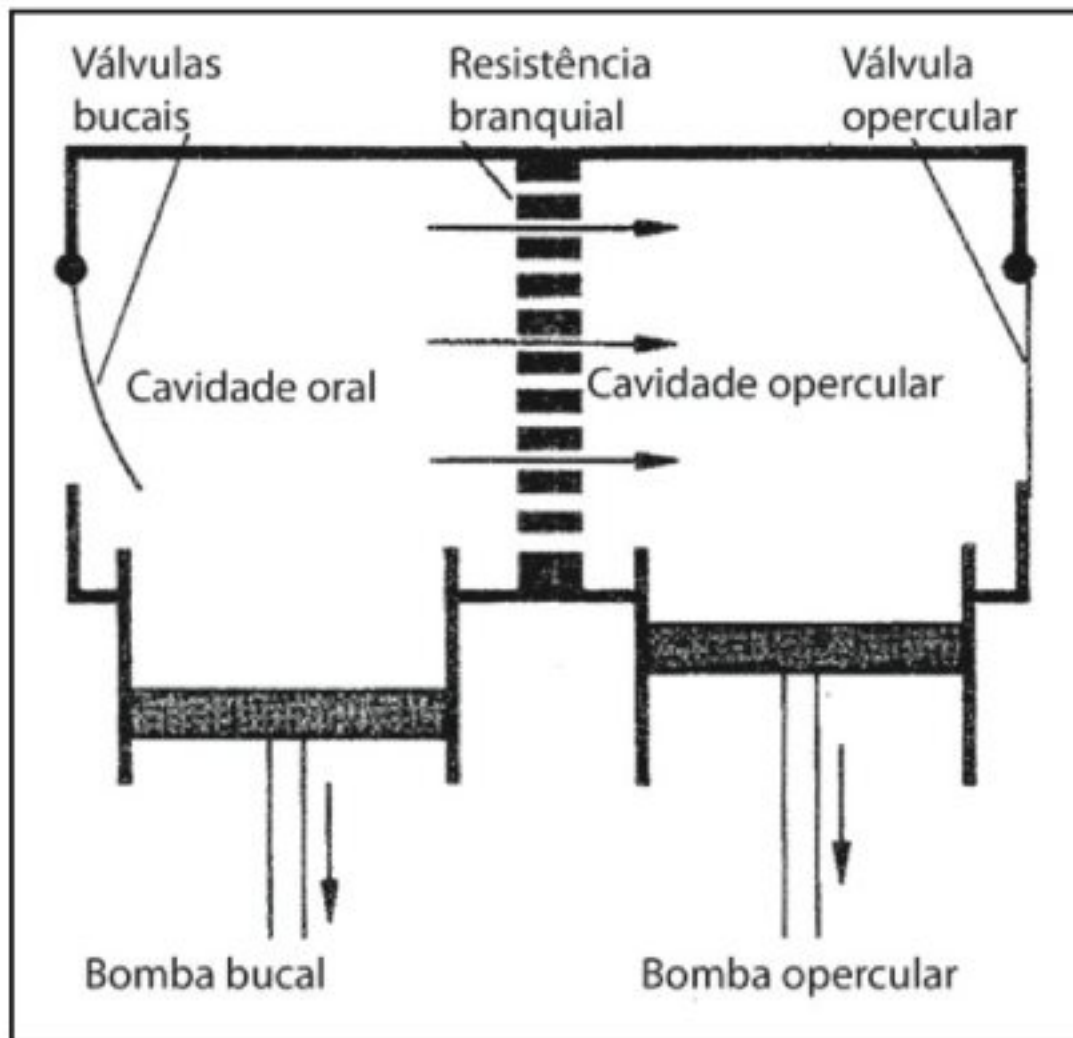


Fig. 1.9 A água é bombeada sobre as brânquias de um peixe por um sistema duplo de bombeamento. Com o auxílio de válvulas adequadas, as bombas provêm um fluxo unidirecional da água sobre a superfície da brânquia (Hughes, 1960).

são diferem entre os peixes, mas todos aqueles estudados são, em princípio, iguais: durante quase todo o ciclo respiratório a pressão na cavidade bucal permanece mais alta que nas cavidades operculares, gerando um fluxo virtualmente contínuo de água sobre as brânquias.

Ventilação forçada

Alguns peixes são incapazes de respirar dessa forma. Biólogos que estudam peixes há muito sabem que os grandes atuns não conseguem ser mantidos vivos em cativeiro a menos que possam nadar continuamente; isso pode ser conseguido quando são mantidos em grandes tanques redondos onde podem nadar ininterruptamente. O peixe nada com a boca parcialmente aberta, não há movimentos respiratórios visíveis e a água flui continuamente sobre as brânquias; isto é chamado *ventilação forçada*.

A ventilação forçada não é restrita aos peixes pelágicos grandes, que nadam rapidamente. Muitos peixes respiram por bombeamento a velocidades baixas e passam para a ventilação forçada a velocidades mais altas. A transição ocorre a velocidades em torno de 0,5 a 1,0

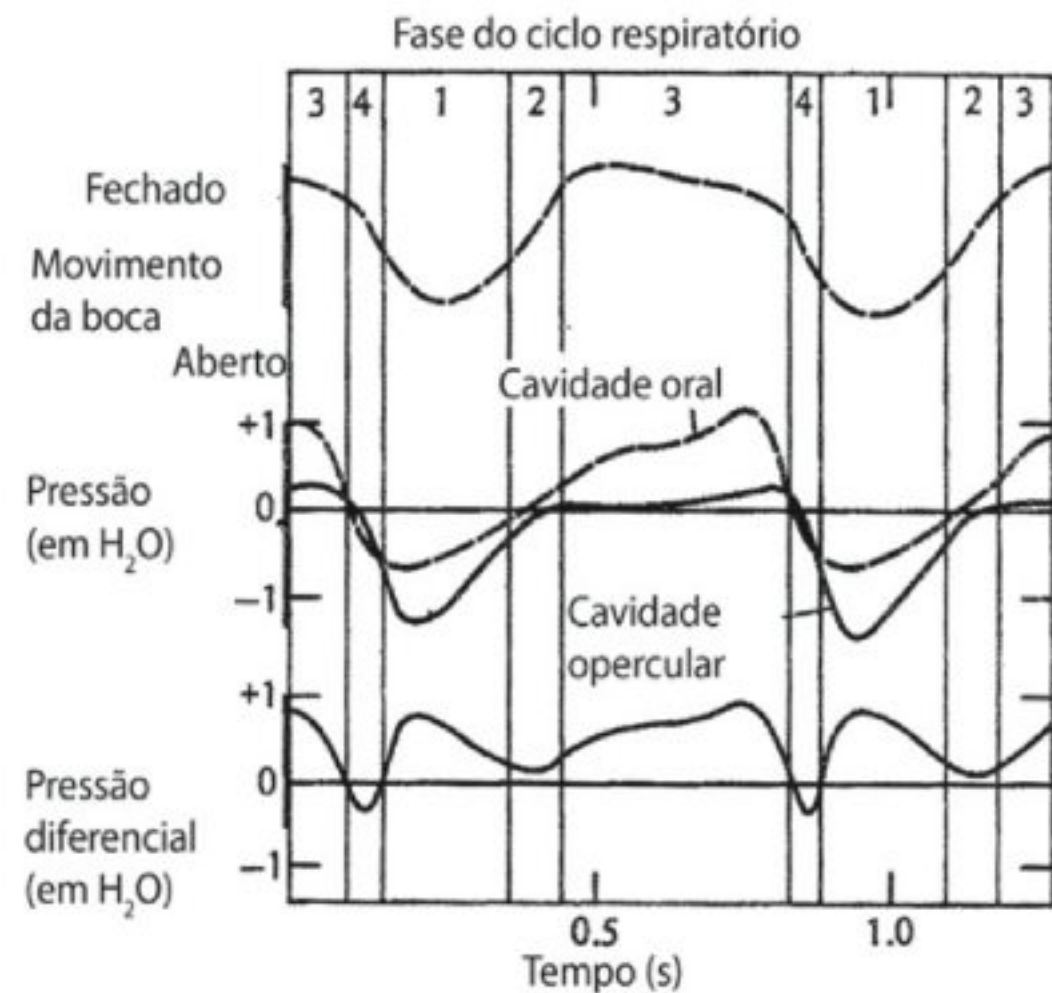


Fig. 1.10 Registro de alterações de pressão na bomba respiratória de um tipo de carpa (*Rutilus*). A curva inferior demonstra a diferença entre as pressões nas cavidades oral e opercular. Pressão de 1 cm H₂O \approx 0,1 kPa (Hughes e Shelton, 1958).

m s⁻¹ e acima desta velocidade os movimentos respiratórios ativos cessam (Fig. 1.11).

A passagem para a ventilação forçada não significa que as brânquias sejam ventiladas sem custo; isso apenas significa que o trabalho da respiração é transferido dos músculos das bombas operculares para os músculos natatórios do corpo e da cauda. A boca aberta faz com que a força de arrasto aumente, o que deve ser compensado por um maior trabalho muscular. Contudo, o fluxo contínuo durante a ventilação forçada é mais econômico do ponto de vista energético que o bombeamento opercular, no ritmo elevado necessário para a natação rápida.

A redução do custo energético à medida que um peixe passa do bombeamento opercular para a ventilação forçada é apresentada na figura 1.12. A taxa de consumo de oxigênio, que expressa o custo energético da natação, aumenta com a velocidade. Isso é esperado porque a força de arrasto imposta ao peixe aumenta com sua velocidade e o custo do bombeamento respiratório também aumenta quanto mais água for bombeada sobre as brânquias para suprir a maior demanda de oxi-

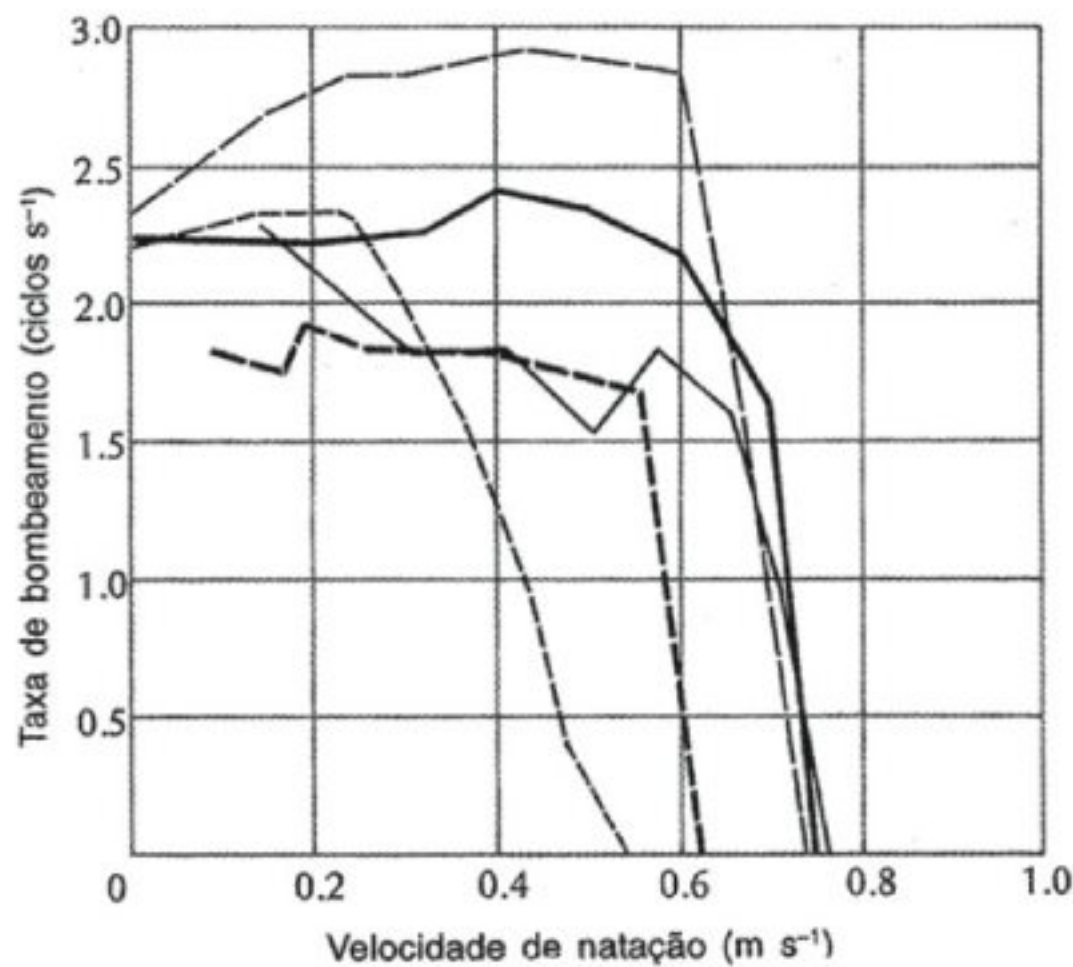


Fig. 1.11 Quando a velocidade de natação de uma cavalinha aumenta para 0,5-0,8 m s⁻¹, o bombeamento opercular cessa e o peixe respira inteiramente pela ventilação das brânquias. Os registros deste gráfico foram obtidos a partir de cinco indivíduos, pesando cada um cerca de 70 g (Roberts, 1975).

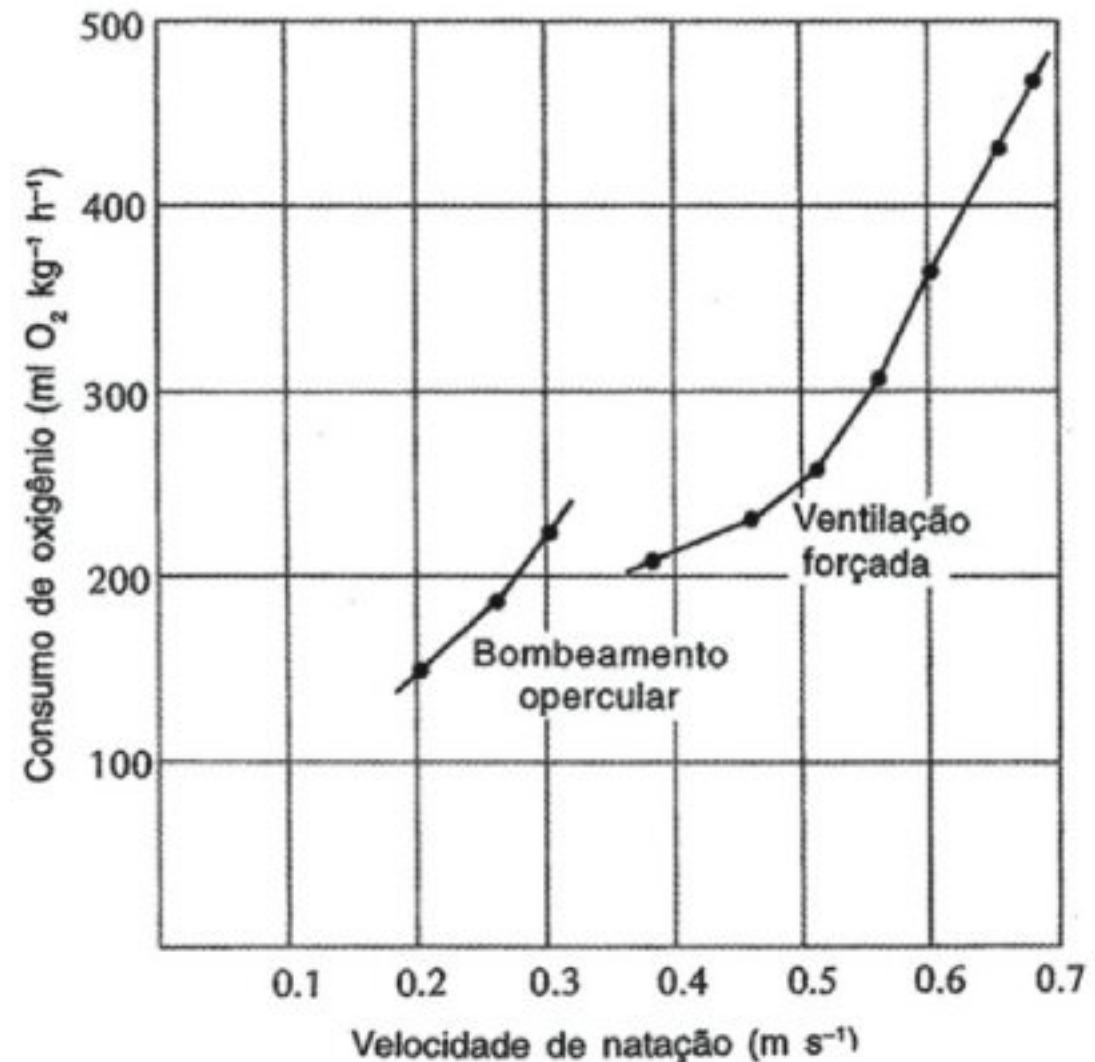


Fig. 1.12 A taxa de consumo de oxigênio de um peixe nadando, que indica o seu gasto de energia total, aumenta com a velocidade de natação. Contudo, quando o peixe passa do bombeamento opercular para a ventilação forçada, há uma queda no consumo de oxigênio, apesar da elevada velocidade de natação. O registro é de um perca listrado (*Morone saxatilis*) de 25 cm de comprimento e 214 g de massa (Dados de Freadman, 1981).

gênio. O fato surpreendente acontece quando o peixe passa para a ventilação forçada. Apesar da velocidade mais alta, a demanda de oxigênio diminui e depois aumenta novamente à medida que a velocidade do peixe aumenta. Pode-se supor que, sendo mantido o bombeamento opercular a velocidades de natação mais altas, o custo do bombeamento excederia em muito o que foi medido quando o peixe realizava a ventilação forçada.

O grau de abertura da boca durante a ventilação forçada parece ser ajustado para permitir apenas o fluxo exato de água sobre as brânquias, mantendo o arrasto no nível mais baixo possível, compatível com a demanda ventilatória. Tal conclusão é baseada em experimentos nos quais a cavala nadou continuamente a velocidades constantes, mas foi submetida a uma diminuição progressiva do conteúdo de oxigênio na água. Isso resultou em um aumento gradativo na abertura da boca, de modo que o menor suprimento de oxigênio fosse compensado pelo aumento do fluxo de água (Steffensen, 1985).

Quando a água flui sobre as brânquias, as partículas sólidas suspensas na água tendem a ser capturadas por elas. Tal material pode ser expelido por uma reversão repentina do fluxo, que é provocado pelo aumento da cavidade bucal com os lábios fechados, causando uma diminuição repentina da pressão na boca. Essa manobra é análoga à tosse, que remove materiais das vias respiratórias dos mamíferos.

Os caranguejos mantêm suas brânquias limpas de modo semelhante. O fluxo de água sobre as brânquias é unidirecional praticamente o tempo todo, mas, a intervalos, o bombeamento cessa e há uma reversão repentina do fluxo durante alguns segundos. A frequência da reversão abrupta varia muito, podendo acontecer uma vez por minuto ou uma vez a cada dez minutos, ou até mesmo menos frequentemente (Hughes e col., 1969). Supõe-se que tais reversões abruptas do fluxo de água sirvam para remover partículas alojadas nas brânquias.

A base fisiológica para a troca de gases respiratórios como esboçada aqui depende de alguns princípios

físicos bastante simples. Foi visto como esses princípios são usados e como a função animal é adaptada às demandas do ambiente físico. Agora, serão examinados como princípios físicos igualmente simples se aplicam à fisiologia das trocas de gases respiratórios nos animais que respiram o ar.

RESPIRAÇÃO AÉREA

Os animais que respiram o ar têm três tipos principais de órgãos respiratórios: brânquias, pulmões e traquéias.

Brânquias. Em geral, as brânquias são muito pouco adequadas à respiração aérea e são usadas apenas por poucos animais – principalmente alguns que num período relativamente recente invadiram o habitat terrestre, trazendo consigo os vestígios de seus modos prévios de respiração aquática. Os caranguejos terrestres são bons exemplos. O caranguejo coco (*Birgus latro*), que adotou uma existência terrestre quase completa (incluindo a escalada de coqueiros), possui brânquias que são suficientemente rígidas para continuarem funcionais durante a respiração aérea.

Um outro caranguejo terrestre, *Cardiosoma*, é particularmente interessante porque consegue sobreviver indefinidamente *tanto no ar como na água*, enquanto o caranguejo coco se afoga caso seja mantido submerso (Cameron e Mecklenburg, 1973). Um outro grupo de crustáceos com brânquias que respiram o ar é constituído pelos isópodes terrestres (comumente conhecidos como tatuzinhos, carunchos ou piolhos de madeira); esses animais normalmente preferem viver em ambientes úmidos e os que são mais bem-sucedidos no habitat terrestre têm suas brânquias no interior de cavidades que podem ser consideradas como pulmões funcionais.

Entre os peixes que conseguem respirar o ar, as brânquias funcionais foram preservadas em alguns, mas não em todos. A enguia comum (*Anguilla vulgaris*) sobrevive muito bem fora da água se for mantida em ambiente razoavelmente frio e úmido. A maior parte do oxigênio é então obtida através da pele e uma menor quantidade através das brânquias, pois os filamentos tendem a aderir-se, deixando exposta apenas uma pequena superfície em contato com o ar contido na câmara branquial. Consequentemente, a enguia não obtém o

seu suprimento normal de oxigênio e a tomada de oxigênio do ar é reduzida para apenas cerca da metade da que ocorre na água (Berg e Steen, 1965).

Pulmões. Podemos distinguir dois tipos de pulmões: *pulmões de difusão* e *de ventilação*. Os pulmões de difusão são caracterizados pelo fato de que a troca de ar com a atmosfera se dá apenas por difusão. Tais pulmões são encontrados em animais relativamente pequenos, como caracóis, escorpiões e alguns isópodes.

Os pulmões de ventilação são típicos dos vertebrados. Uma renovação substancial e regular do ar no pulmão é necessária para animais de grande tamanho corpóreo, combinada com uma elevada taxa metabólica. Os sistemas respiratórios dos vertebrados são ventilados por fluxo de ar que entra e sai, ou fluxo corrente. Entretanto, o sistema respiratório das aves, que é muito mais complexo que o dos mamíferos, é organizado de tal modo que o ar possa fluir numa mesma direção através do pulmão durante a inspiração e a expiração (ver “Respiração das Aves” mais adiante neste capítulo).

Traquéias. Este tipo de órgão respiratório é característico dos insetos. Consiste de um sistema de tubos que fornece oxigênio diretamente para os tecidos, evitando assim a necessidade de uma circulação sangüínea com a finalidade de transportar gases. As trocas gasosas no sistema traqueal podem ocorrer apenas por difusão, mas em muitos insetos, especialmente naqueles com atividade elevada, existe um bombeamento ativo e unidirecional de ar em partes do sistema traqueal. A vantagem do fluxo unidirecional é permitir uma troca de gases muito melhor que a obtida pelo bombeamento de ar para dentro e para fora do organismo.

Movimentos respiratórios

Os pulmões dos vertebrados são ventilados pelo bombeamento ativo do ar. (A ventilação traqueal será discutida mais adiante, pois os insetos diferem dos outros animais em diversos aspectos, sendo conveniente tratá-los separadamente.) A ventilação pulmonar dos vertebrados pode ser obtida de duas formas diferentes. O enchimento pulmonar pode se dar com a utilização de uma bomba de pressão, como nos anfíbios, ou por meio de uma bomba de sucção, como na maioria dos répteis, pássaros e mamíferos.

Uma rã infla seus pulmões pela tomada do ar no interior da cavidade bucal, fechando a boca e narinas e pressionando o ar para dentro dos pulmões ao elevar o assoalho da boca. Como resultado desse mecanismo de enchimento, uma rã pode continuar a tomada de repetidos volumes de ar, diversas vezes em sequência, sem deixar o ar sair e, portanto, pode inflar-se, atingindo um tamanho considerável.

No entanto, Bentley e Shield (1973) demonstraram que, ao contrário da suposição geralmente aceita, pelo menos alguns anfíbios podem também respirar com o auxílio do bombeamento por sucção. Ainda não se sabe se tal condição é universal para os anfíbios.

Um bombeamento positivo, semelhante ao mecanismo dos anfíbios, é encontrado em alguns répteis. O *chuckawalla* (*Sauromalus*), um lagarto do deserto do sudoeste da América do Norte, freqüentemente se esconde nas fendas das rochas, quando então infla seus pulmões, ficando tão firmemente alojado que não pode ser puxado para fora. Um meio de retirar o animal, usado pelos índios que o caçam para comer, é furá-lo com uma vara pontiaguda.

O mecanismo normal para a insuflação dos pulmões nos répteis é o mesmo das aves e mamíferos: os pulmões são inflados por sucção. A expiração, em seguida a uma inspiração, pode ser passiva, em decorrência do recolhimento elástico, ou pode ser ativamente auxiliada pela contração muscular. Uma bomba de sucção requer uma cavidade torácica fechada na qual a pressão durante a inspiração seja menor que a pressão atmosférica. Nos mamíferos, a inspiração é auxiliada pela contração do diafragma muscular. As aves têm um diafragma membranoso preso às paredes do corpo por intermédio de músculos, mas sua função difere daquela do diafragma dos mamíferos. A afirmação de que as aves não têm diafragma é incorreta.

O papel da pele na respiração

A troca de gases através da pele é normal e importante para os anfíbios, que têm pele úmida e bem vascularizada. De fato, algumas pequenas salamandras (pietodontes) não têm pulmões e toda a troca de gases ocorre por meio da superfície da pele, exceto por uma pequena contribuição da mucosa bucal (Feder e Burggren, 1985).

Nas rãs, os papéis relativos da pele e pulmões mu-

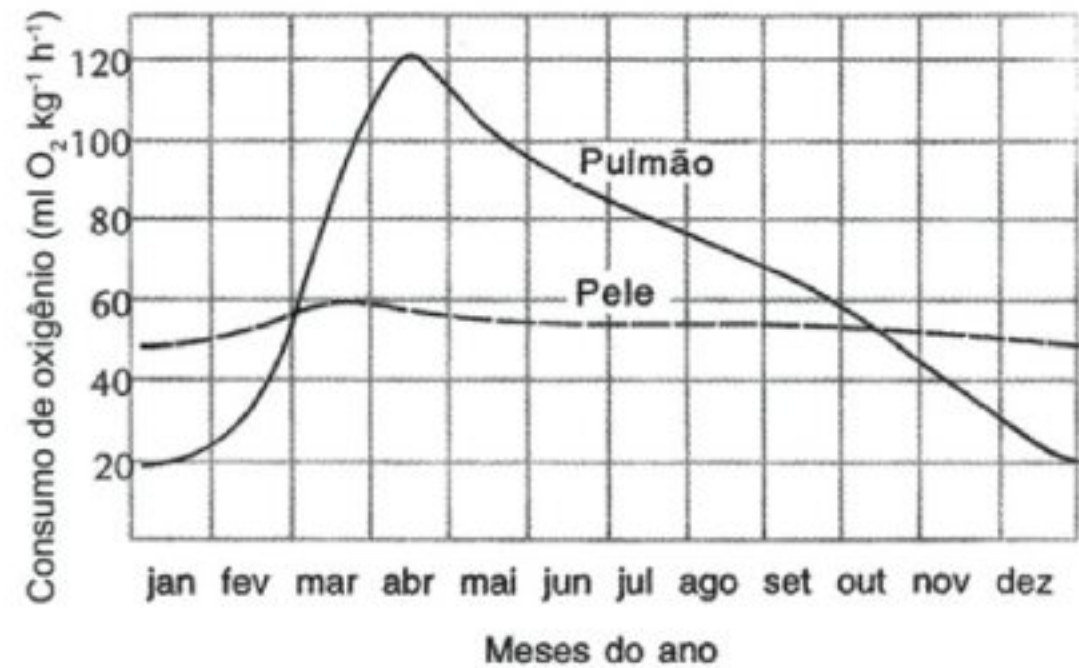


Fig. 1.13 A captação de oxigênio através da pele das rãs é quase constante durante o ano todo. O maior consumo de oxigênio durante o verão é suprido por um aumento considerável da tomada de oxigênio através do pulmão (Dolk e Postma, 1927).

dam durante o ano (Fig. 1.13). No inverno, quando a tomada de oxigênio é muito baixa, a pele transfere mais oxigênio que os pulmões. No verão, quando o consumo de oxigênio é alto, a tomada através dos pulmões aumenta diversas vezes e excede em muito a tomada cutânea. O fato de que a tomada de oxigênio através da pele permanece quase constante durante o ano todo está relacionado com a concentração constante de oxigênio na atmosfera, que permite a existência de uma diferença de pressão de difusão constante. Se a concentração de oxigênio no sangue permanecer uniformemente baixa durante o ano, a difusão através da pele não deverá ser muito modificada, pois a taxa de difusão será pouco alterada com a temperatura. Com o grande aumento da demanda de oxigênio no verão, a pele sozinha não conseguiria lidar com tal acréscimo, havendo, portanto, necessidade de tomada adicional pelos pulmões, como de fato ocorre.

A mudança com as estações resulta da alteração de temperatura? Essa questão tem sido estudada em sapos (*Bufo americanus*), que foram mantidos em três temperaturas diferentes: 5, 15 e 25°C (Fig. 1.14). Nas duas temperaturas mais altas, a tomada de oxigênio pelo pulmão excede a da pele, mas na temperatura mais baixa a tomada cutânea é maior. Tal situação é semelhante na rã. Para a troca de dióxido de carbono, a pele é mais importante em todas as temperaturas. Na temperatura mais baixa a pele é, portanto, mais importante que os

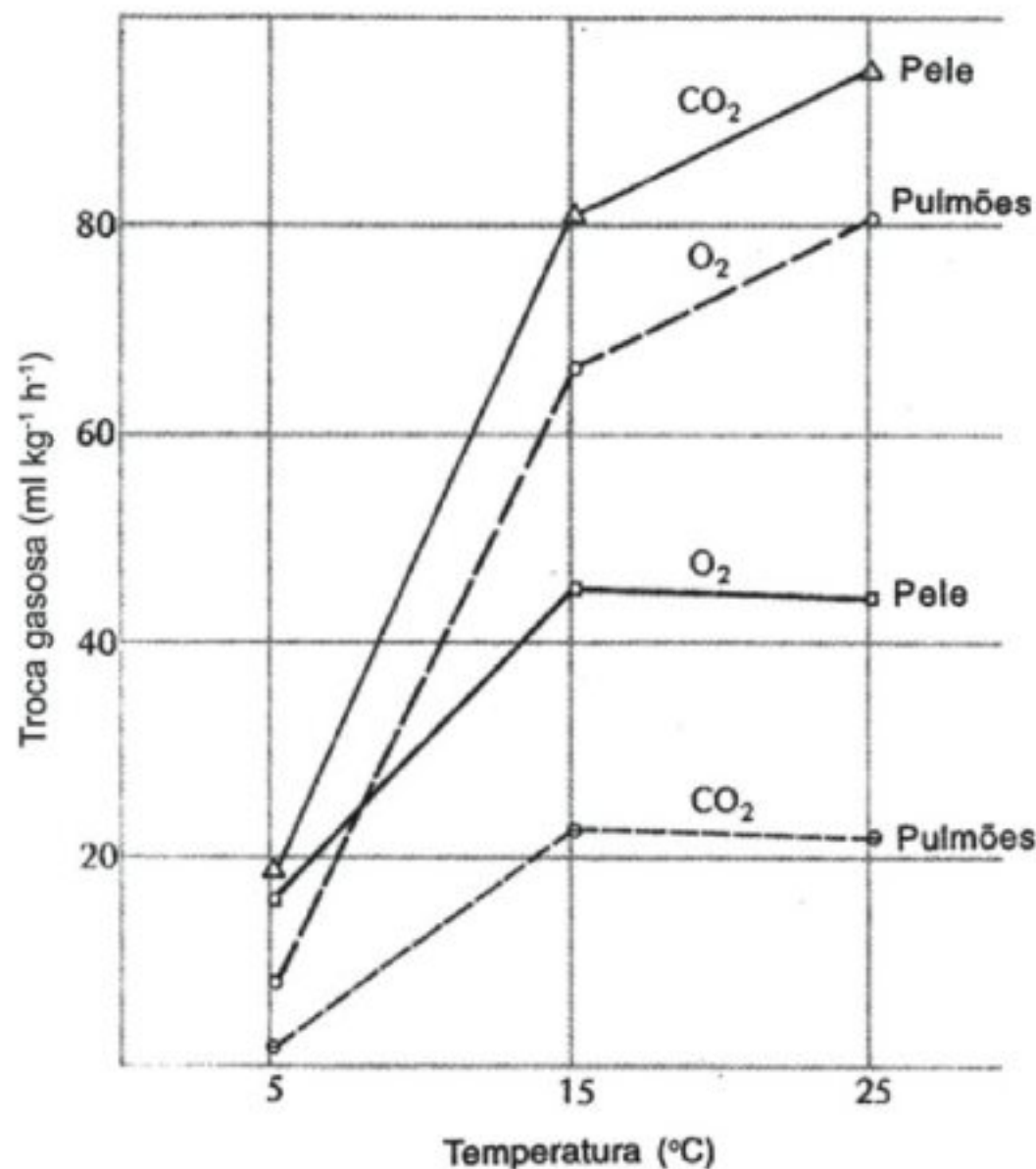


Fig. 1.14 Trocas gasosas pulmonar e cutânea no sapo *Bufo americanus* a diferentes temperaturas (Hutchison e col., 1968).

pulmões, tanto para o dióxido de carbono como para o oxigênio.

As salamandras da família *Plethodontidae* são diferentes porque não apresentam nem pulmões nem brânquias. Este tipo de salamandra não é, todavia, incomum – representam cerca de 70% das espécies existentes de salamandra. Elas são muito pequenas e vivem tanto em habitats terrestres quanto em aquáticos. A troca de gases e o papel do sangue no transporte destes gases tem sido estudados na espécie *Desmognathus fuscus*, que quando adulta pesa aproximadamente 5 a 7 g.

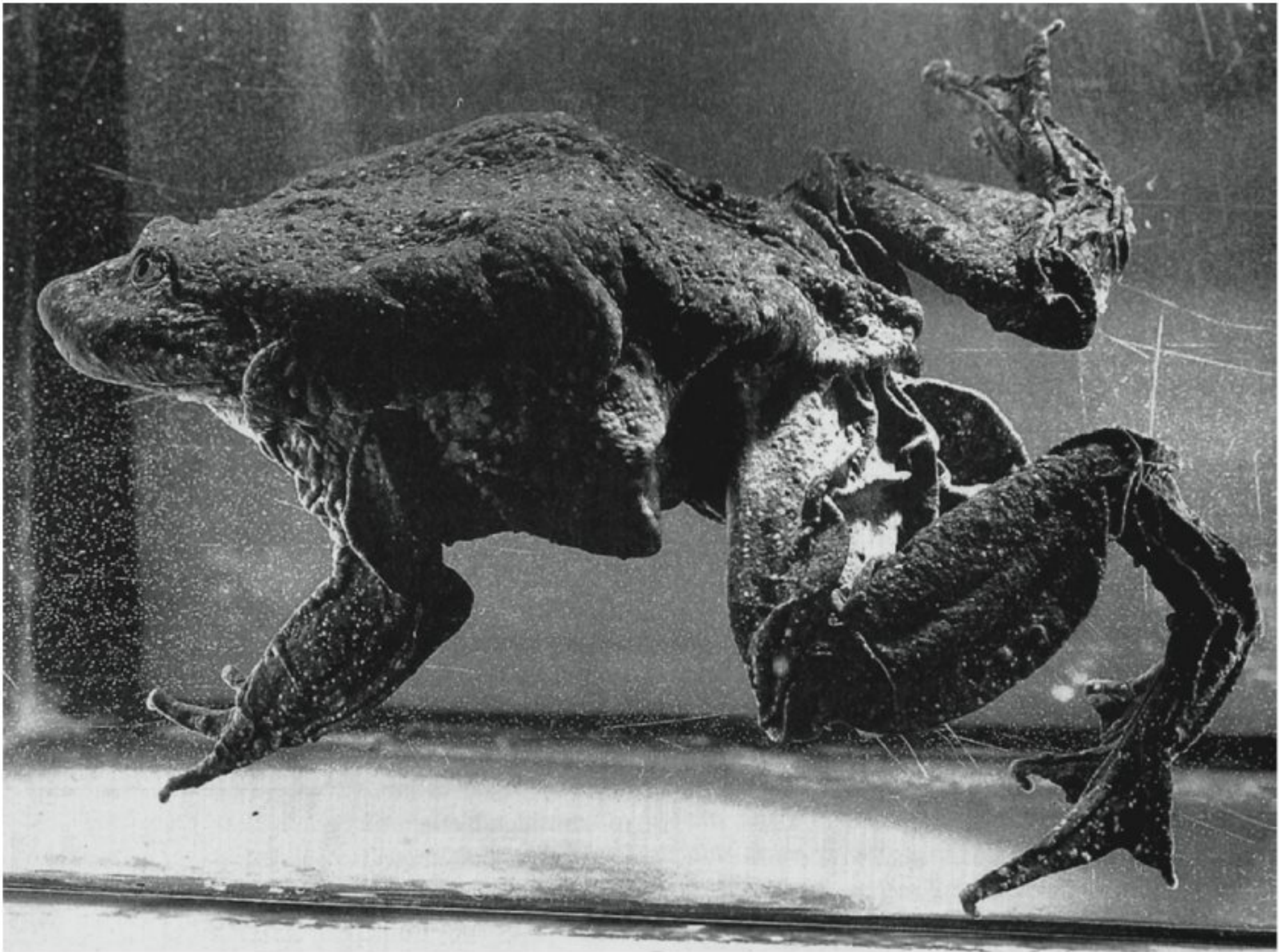
Esse animal respira essencialmente pela pele, apesar de aproximadamente 15% da troca total de gases ocorrer através da mucosa da boca e da faringe. O sangue não apresenta características excepcionais: tanto a concentração de hemoglobina como a afinidade pelo oxigênio estão dentro da mesma faixa de variação das outras salamandras, tanto aquáticas como terrestres. Não há vaso sangüíneo especial que conduz o sangue oxigenado da pele para o coração e o sangue rico em oxigênio proveniente da pele é misturado com o sangue venoso comum.

Nos outros anfíbios existe uma separação parcial entre o sangue oxigenado e o venoso no coração, mas tal separação parece estar ausente nas salamandras pletodontes e, como resultado, o sangue arterial destas nunca fica completamente saturado de oxigênio. No entanto, a ocorrência comum dessas salamandras indica o amplo sucesso do grupo com aquilo que, do nosso ponto de vista, parece ser um aparelho respiratório bastante inadequado.

Acredita-se com frequência que os répteis, em contraste com os anfíbios, possuem uma pele quase impermeável. Eles respiram com os pulmões e a maioria deles é terrestre. Contudo, as serpentes marinhas verdadeiras são de fato marinhas e algumas até suportam viver no mar quando jovens. Elas são excelentes nadadoras e capazes de mergulhar a uma profundidade de pelo menos 20 m. Quando a serpente marinha *Pelamis platurus* fica submersa, consegue obter oxigênio através da pele a uma proporção de até 33% de sua captação padrão total de oxigênio, e excreta dióxido de carbono a uma proporção de mais de 94% do total. Apesar de o pulmão ser o principal órgão de trocas gasosas, a pele evidentemente é de considerável auxílio na troca de gases quando esta serpente vai ao encalço de peixes pequenos para predá-los (Graham, 1974).

Nos mamíferos, a troca de gases através da pele é pouco importante. Há uma lenda frequentemente repetida sobre algumas crianças que, por motivos religiosos na Itália, foram pintadas com uma tinta dourada; a história conta que todas elas morreram asfixiadas porque a pele não pôde “respirar”. Morte por asfixia está fora de questão, pois a captação de oxigênio através da pele é quase nula e a perda cutânea de dióxido de carbono é menor que 1% em relação à pulmonar (Alkalay e col., 1971). Essas crianças devem ter morrido por outras causas. Uma explicação plausível é que a tinta dourada era feita a partir da amalgamação de ouro e mercúrio e da suspensão do amálgama em óleo, uma base de tinta comum. O mercúrio se emulsiona facilmente no óleo e é então rapidamente absorvido pela pele. Portanto, as crianças podem ter morrido de envenenamento agudo por mercúrio.

Os morcegos têm uma superfície cutânea relativa muito maior que a dos outros mamíferos; as membranas das asas, que são grandes, finas e sem pêlo, são altamente vascularizadas e podem contribuir para a troca



UMA RÃ QUE RESPIRA ATRAVÉS DA PELE A rã titicaca (*Telmatobius culeus*) vive nas profundezas do lago Titicaca, a 3.812 m de altitude. Este animal não vai à superfície para respirar e obtém oxigênio inteiramente por difusão através da superfície da pele, que é altamente vascularizada e expandida por dobras frouxas. (Cortesia de Victor H. Hutchison, Universidade de Oklahoma.)

de gases. Existe, de fato, alguma perda de dióxido de carbono pela membrana da asa. No morcego *Eptesicus fuscus*, 0,4% do total da produção de dióxido de carbono é perdido através da pele da asa a 18°C. A quantidade aumenta com a temperatura e, a uma temperatura do ar de 27,5°C, mais de 11,5% do total de dióxido de carbono é perdido dessa forma (Herreid e col., 1968). A captação de oxigênio através das membranas das asas, contudo, não é suficientemente grande para ser significativa; como discutido anteriormente, a difusão entre a água e o ar é de cerca de 25 vezes mais lenta para o oxigênio do que para o dióxido de carbono.

OS PULMÕES DOS MAMÍFEROS

À medida que se progride em direção às outras classes de vertebrados, observa-se que os pulmões tornam-se cada vez mais complexos. Nos anfíbios, o pulmão é um único saco, subdividido por trabéculas que aumentam a superfície. O pulmão dos mamíferos é muito mais amplamente subdividido em pequenos sacos delicados, os *alvéolos*, que aumentam enormemente a área de superfície disponível para as trocas gasosas. Medidas da área de superfície do pulmão da rã indicam que 1 cm³ de tecido pulmonar tem uma superfície total de trocas

gasosas de 20 cm² sendo que o valor correspondente para um camundongo normal é acima de 800 cm² para cada cm³ de tecido pulmonar (Weibel, 1984). A grande área de superfície é essencial para a alta taxa de tomada de oxigênio necessária para manter a elevada taxa metabólica de animais de sangue quente.

A membrana que separa o ar do sangue nos pulmões deve ser fina, de modo que o oxigênio possa difundir-se rapidamente para o sangue, enquanto o dióxido de carbono se move na direção oposta. No pulmão humano, grande parte da membrana alveolar na qual ocorrem as trocas gasosas não ultrapassa mais que 0,2 µm de espessura. O que isso significa é difícil de imaginar. A espessura de uma única página deste livro é de cerca de 50 µm; se uma página pudesse ser cortada em 250 camadas paralelas, cada camada teria a espessura da membrana alveolar. Considere agora que a área de superfície total do pulmão humano seja de aproximadamente 100 m² ou o tamanho de uma quadra de tênis, e ela é forte o suficiente para tolerar ser esticada mais de 20.000 vezes por dia (Weibel, 1984). Esta grande área, combinada com a espessura diminuta da membrana, estabelece uma barreira física entre o ar e o sangue que permite que as trocas gasosas ocorram a taxas elevadas.

Volume Pulmonar

O volume pulmonar de um mamífero constitui aproximadamente 5% do volume corpóreo, independentemente do peso corpóreo (Fig. 1.15). Se o volume pulmonar ocupasse exatamente a mesma fração do tamanho corpóreo, a inclinação da reta de regressão na figura 1.15 seria igual a 1,0. A reta de regressão mais adequada tem uma inclinação de 1,06 (ou seja, existe um leve desvio em relação à proporcionalidade exata: os animais maiores tendem a ter volumes pulmonares proporcionalmente maiores).

Como esperado, os pontos individuais não incidem exatamente sobre uma reta, mas não existem grandes desvios característicos. Isso significa que os pequenos mamíferos, que apresentam taxas metabólicas específicas elevadas, obtêm oxigênio suficiente com pulmões que têm o mesmo tamanho relativo dos grandes animais.

É importante notar que animais mergulhadores, tais como a toninha, o manati e a baleia, seguem o padrão comum observado nos mamíferos no que diz respeito ao tamanho pulmonar. Seria natural supor que esses

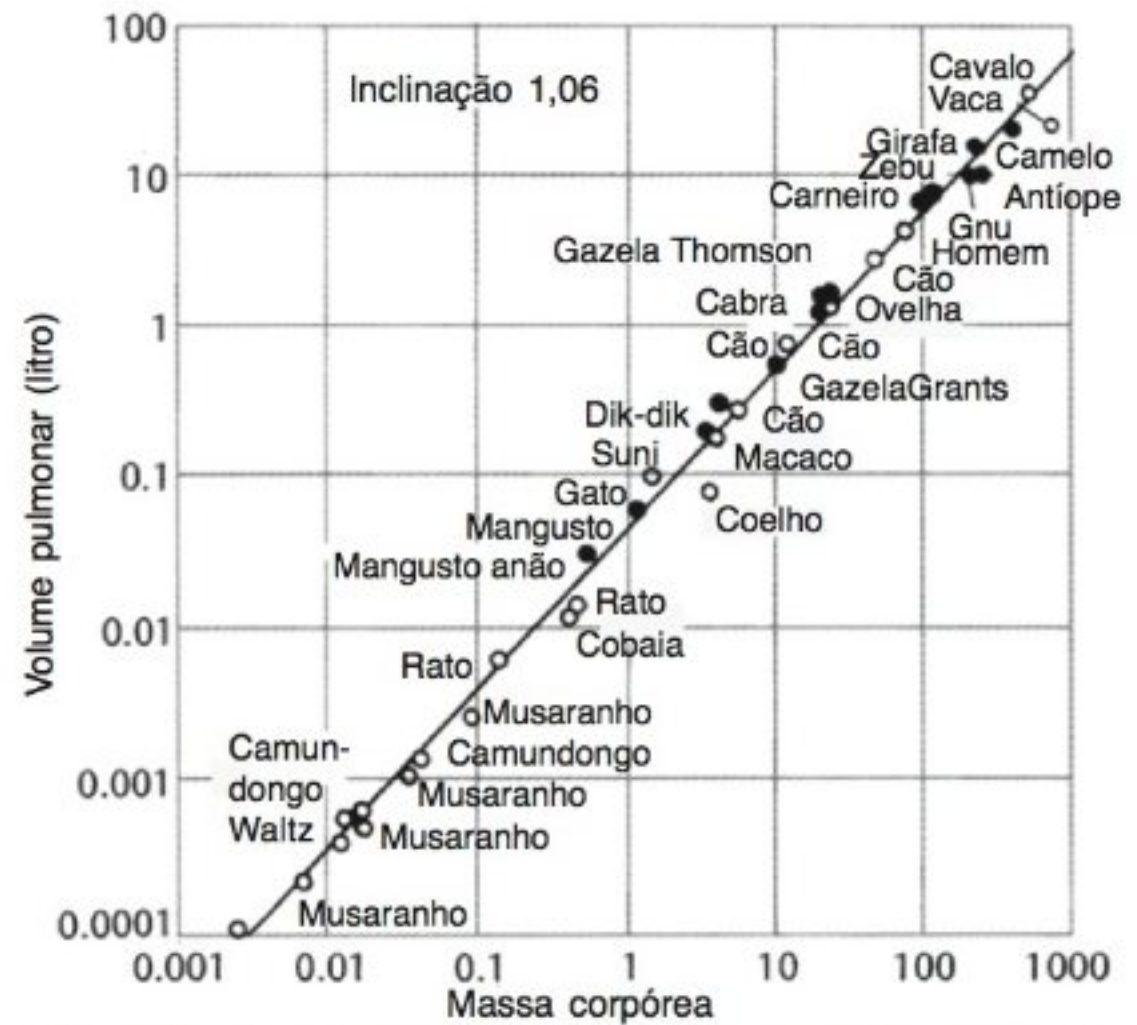


Fig. 1.15 Os volumes pulmonares dos mamíferos, quando plotados em função do tamanho corpóreo, incidem sobre uma reta com uma inclinação de 1,06. Bolinha pretas representam os mamíferos africanos; as bolinhas brancas, outras espécies (Gehr e col., 1981).

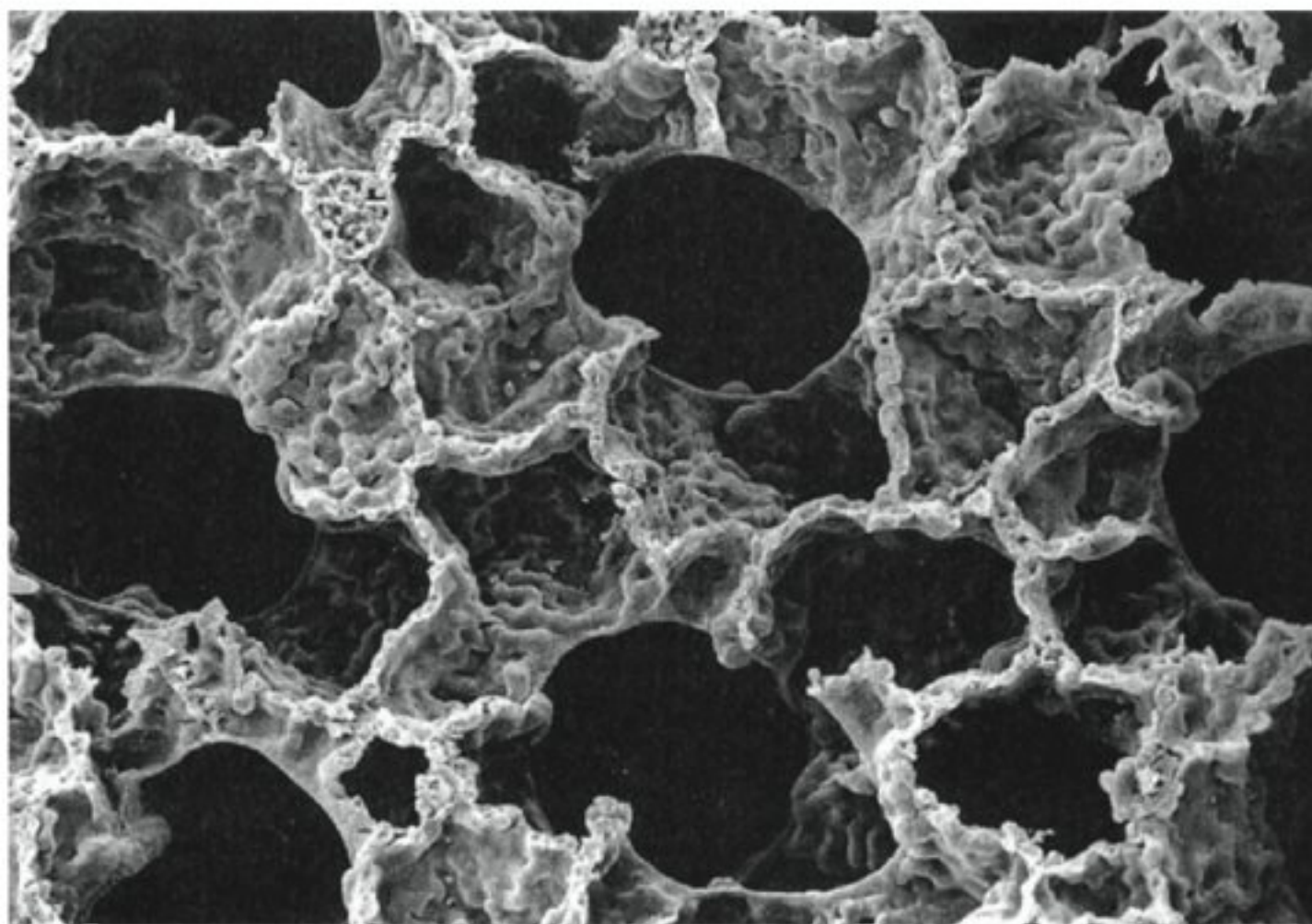
animais, para permanecerem mais tempo sob a água, tivessem pulmões muito grandes, os quais pudessem ser enchidos de ar antes do mergulho. Não é o caso; como será visto adiante, os animais mergulhadores não dependem das reservas de oxigênio em seus pulmões para poderem mergulhar.

A reta de regressão na figura 1.15 pode ser descrita pela seguinte equação:

$$V_L = 0,046 \cdot M_b^{1,06}$$

em que V_L é o volume pulmonar em litros e M_b a massa corpórea em quilogramas.* Para um mamífero de 1 kg de massa, o volume pulmonar esperado seria de 0,046

* A massa é uma propriedade fundamental da matéria e o peso refere-se à força exercida sobre uma dada massa por um campo gravitacional específico. No campo gravitacional da Terra, massa e peso, se ambos forem expressos em quilogramas, apresentam numericamente o mesmo valor. Em um campo gravitacional diferente, a massa não varia, mas o peso é diferente. Por exemplo, na Lua, um indivíduo de 70 kg tem uma massa de 70 kg, mas seu peso é apenas um sexto daquele na Terra, ou cerca de 12 kg (mais corretamente, quilograma força ou kgf). Em razão da semelhança entre a massa e o peso na Terra, é bastante comum não se fazer distinção entre os dois. Contudo, a afirmação correta é que a massa do indivíduo é de 70 kg, esteja ele na Terra, na Lua ou no espaço; mas seu peso será de 686 N na Terra, cerca de 110 N na Lua e zero no espaço.



PULMÃO DO MAMÍFERO Micrografia eletrônica de varredura da estrutura do pulmão de um gnu (*Connochaetes taurinus*). Os vasos sanguíneos, repletos de glóbulos vermelhos, são visíveis como uma rede proeminente nas paredes alveolares. O comprimento da fotografia corresponde a aproximadamente 0,05 mm no pulmão. (Cortesia de Ewald Weibel, Universidade de Berna, Suíça.)

litro ou 46 ml. Admitindo-se que o volume corpóreo em litros é igual à massa corpórea em quilogramas (isto é correto do ponto de vista prático, pois sabe-se que uma pessoa tem flutuação quase neutra na água e, portanto, tem uma densidade de aproximadamente 1,0, o volume pulmonar é 4,6% do volume corpóreo. (Para aqueles que não estão familiarizados com a manipulação aritmética de equações exponenciais, foi incluída uma breve discussão no Apêndice C).

Inspiração e expiração

A troca gasosa no pulmão ocorre nos alvéolos; a traquéia, os brônquios e suas ramificações são apenas tubos conectores. Ao final de uma expiração, esses tubos são repletos com ar “usado” do pulmão e, quando em seguida ocorre a inspiração, este ar é puxado novamente para o interior dos pulmões antes que o ar fresco externo entre.

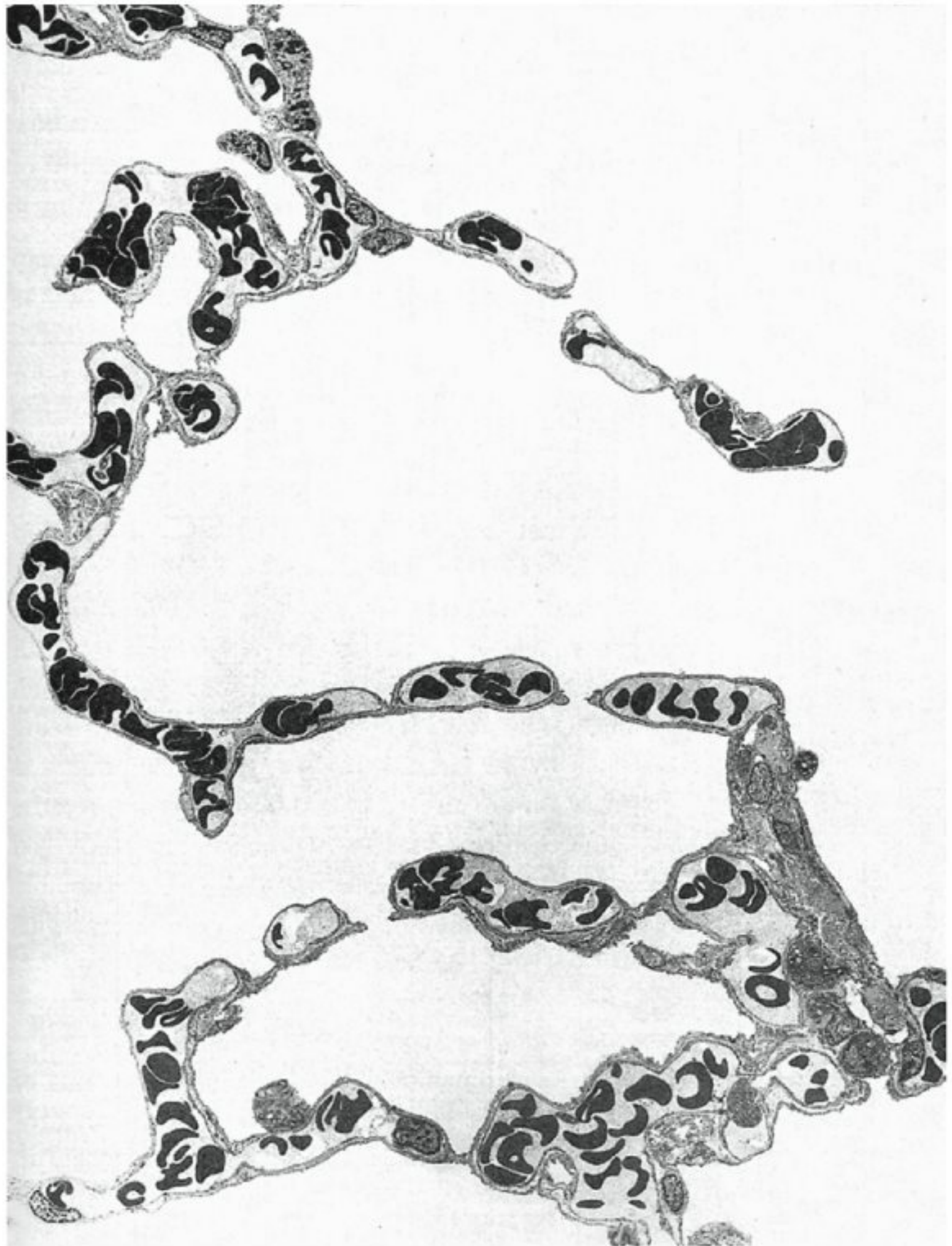
O volume de ar nas vias respiratórias reduz a quantidade de ar fresco que entra no pulmão e é chamado de *espaço morto*. O volume de ar inalado em uma única respiração é o *volume corrente*. Um indivíduo normal em repouso tem um volume corrente de aproximadamente 500 cm³. Como o espaço morto é de aproximadamente 150 cm³, apenas 350 cm³ de ar fresco alcançam os pulmões. O espaço morto, portanto, constitui aproximadamente um terço do volume corrente em repouso. Durante o exercício, o papel relativo do espaço

morto é menor. Por exemplo, se um indivíduo que respira intensamente inspirar 3.000 cm³ de ar em uma única respiração, um espaço morto de 150 cm³ será agora apenas cerca de um vigésimo do volume corrente. Portanto, o espaço morto é uma fração substancial do volume corrente em repouso, mas durante o exercício é relativamente insignificante.

Um aspecto importante da respiração é que os pulmões nunca são completamente esvaziados de ar. Mesmo se um indivíduo expirar o máximo de ar possível, restarão aproximadamente 1.000 cm³ de ar em seus pulmões. É, portanto, impossível que um indivíduo insufla completamente seus pulmões com o ar “fresco”, pois o ar inspirado é sempre misturado com o ar que permaneceu nos pulmões e no espaço morto.

Na respiração durante o repouso, um indivíduo pode ter aproximadamente 1.650 cm³ de ar nos pulmões no início da inspiração. Durante a inspiração, 350 cm³ de ar fresco alcançam os pulmões e são misturados com os 1.650 cm³ já presentes. A renovação de ar é, portanto, apenas cerca de uma parte em cinco. O resultado é que a composição do gás alveolar permanece constante, em torno de 15% de oxigênio e 5% de dióxido de carbono. Esta composição do ar alveolar continua a mesma durante o exercício; em outras palavras, o aumento na ventilação durante o exercício é ajustado para se adequar precisamente à maior utilização de oxigênio.

ESTRUTURA ALVEOLAR Secção transversal da estrutura alveolar do pulmão de um cão. Os pontos escuros irregulares são glóbulos vermelhos, que ficam distorcidos quando fluem ao longo dos capilares. A espessura da membrana alveolar, que separa o sangue do ar, é de apenas uma fração de $1\ \mu\text{m}$. A distância transversal da fotografia corresponde a aproximadamente $0,15\ \text{mm}$ no pulmão. (Cortesia de Ewald Weibel, Universidade de Berna, Suíça.)



Tensão superficial

Qualquer um que tenha soprado bolhas de sabão sabe que, quando a conexão com a atmosfera está aberta, a bolha tende a se contrair, expelindo ar até colapsar. O pulmão dos vertebrados é algo semelhante; os alvéolos com formato de bolha e grande curvatura indicam que a tensão superficial na face interna úmida tende a fazer com que as “bolhas” se contraíam e desapareçam. A tensão superficial deveria causar o colapso do pulmão, mas essa tendência é minimizada pela presença, na su-

perfície interna dos alvéolos, de substâncias que reduzem muito a tensão superficial (Goerke e Clements, 1986).

Essas substâncias são fosfolipídios, cujo efeito sobre a tensão superficial lhes conferiu o nome de *surfactantes*. Os surfactantes são encontrados nos pulmões de todos os vertebrados – mamíferos, aves, répteis e anfíbios. Mesmo a superfície do pulmão do peixe pulmonado é recoberta com surfactantes. A quantidade de surfactante presente no pulmão dos vertebrados parece estar sempre acima do mínimo necessário para recobrir a su-

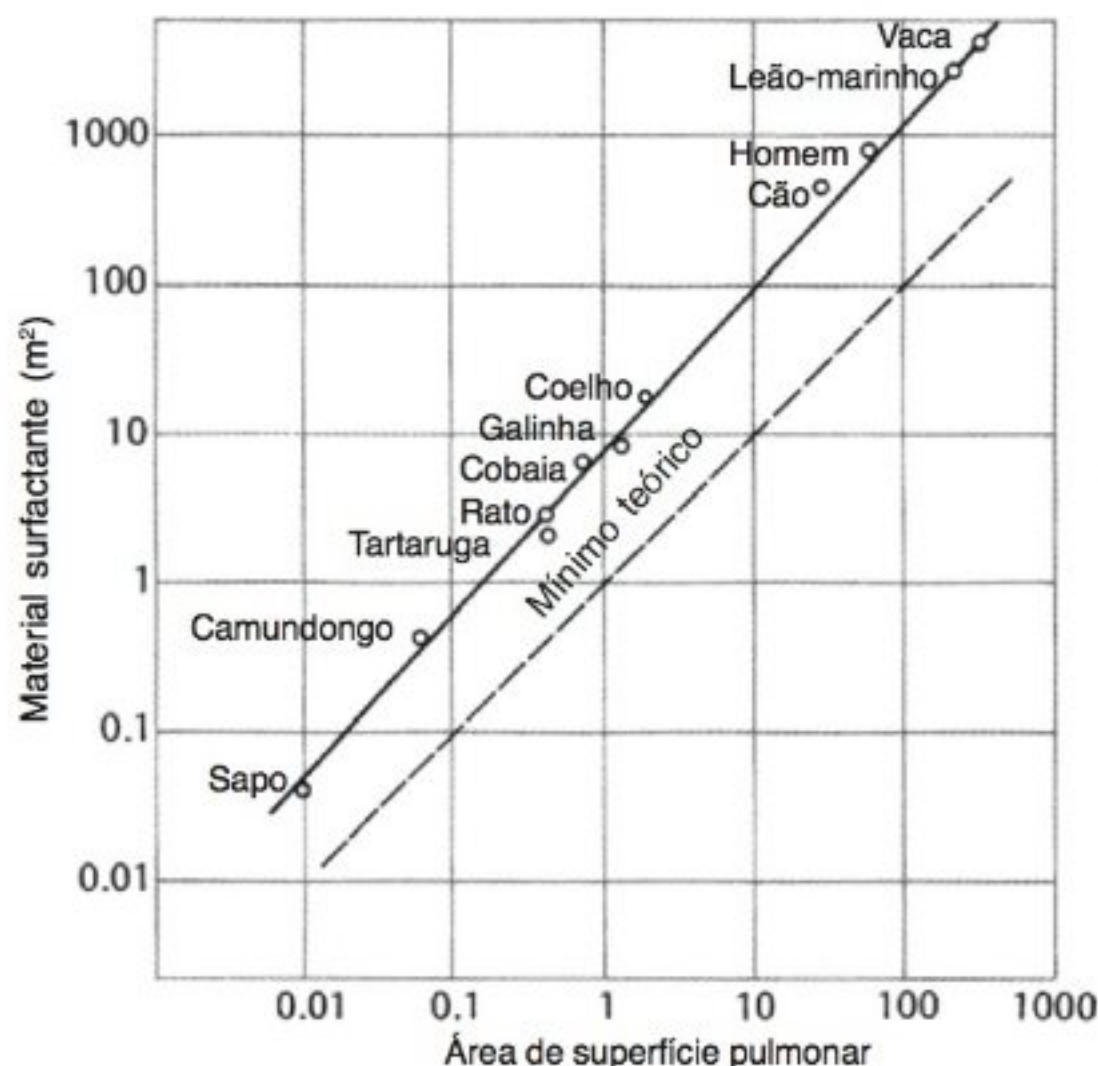


Fig. 1.16 Quantidade de surfactante que pode ser extraída dos pulmões de vários vertebrados plotada em relação à área de superfície pulmonar. A quantidade extraída é uniformemente maior que a quantidade teórica mínima necessária para recobrir a superfície pulmonar com uma camada monomolecular (Clements e col., 1970).

perfcie pulmonar com uma camada monomolecular (Fig. 1.16).

Trabalho mecânico da respiração

Para movimentar o ar para dentro e para fora do pulmão há necessidade de trabalho e é de interesse fazer a comparação entre o custo do bombeamento e a quantidade de oxigênio provida. O método mais simples é comparar a quantidade de oxigênio consumida para acionar a bomba com a quantidade de oxigênio que o organismo obtém no mesmo período.

As determinações do trabalho respiratório são difíceis e apresentam uma margem substancial de erro, porque esta quantidade é pequena quando comparada com o consumo total de oxigênio. A maioria das determinações indica que o custo da respiração em um indivíduo durante o repouso é 1,2% do consumo total de oxigênio. Com o aumento da ventilação, o custo da respiração também se eleva e nos exercícios mais intensos ela pode chegar a 3% do total de oxigênio consumido (Margaria e col., 1960).

Qual é o custo do bombeamento sobre as brânquias

de um peixe? A água é 800 vezes mais pesada e 50 vezes mais viscosa do que o ar (veja Tab. 1-5), e a baixa solubilidade do oxigênio na água exige que um volume maior de água seja movimentado sobre as brânquias. Qual é o efeito disto sobre o custo da respiração?

Alguns pesquisadores têm sugerido que mais de 50% do oxigênio obtido por um peixe está envolvido no trabalho de bombeamento da água. Isso não parece ser realista, pois uma estimativa do trabalho mecânico necessário para o bombeamento pode ser obtida a partir da queda de pressão ao longo da brânquia e do volume do fluxo de água. O trabalho calculado resultará em valores próximos de 1%.

Um peixe que parece adequado para responder a esta questão é a rêmora, ou peixe piolho (*Echeneis naucrates*), que pode se unir a um outro peixe maior e assim as suas brânquias são ventiladas gratuitamente, mantendo meramente a boca aberta enquanto o peixe maior nada. As brânquias são então submetidas à ventilação forçada e a energia é fornecida pelo peixe maior. Contudo, se a rêmora separar-se do peixe maior, ela deve trocar esta respiração “gratuita” e respirar como os outros peixes, através da ventilação ativa. A sua taxa de consumo de oxigênio aumenta então em 3 a 5%, que supostamente representa o custo do bombeamento de água sobre as brânquias (Steffensen e Lomholt, 1983).

Sincronização da respiração com a locomoção

Quando um canguru percorre rapidamente as planícies australianas com seus saltos longos, a sua taxa respiratória é sincronizada com os saltos em uma proporção de 1:1. O mecanismo é bastante simples. No começo de um salto, enquanto o corpo é acelerado para a frente e para cima, os órgãos moles da cavidade abdominal são forçados na direção posterior pela inércia. Isso, por sua vez, força o diafragma e os pulmões se enchem de ar. Quando no final do salto a perna toca o chão, as vísceras são forçadas contra o diafragma e o ar é forçado a sair do pulmão. É como se as vísceras agissem como um pistão, movimentando o ar para dentro e para fora dos pulmões (Baudinette e col., 1987).

A sincronização entre a respiração e a locomoção tem sido observada em muitos mamíferos e aves, mas nem sempre é fácil analisar este mecanismo. As aves não possuem um diafragma muscular e dependem dos movimentos do esterno para a ventilação. Já que os mús-

culos que permitem o voo são unidos ao esterno, parece razoável que os movimentos das asas influenciem a ventilação; em muitas aves, existe, na realidade, um elo entre o bater das asas e a respiração. Em algumas espécies, esta proporção é de 1:1, mas em outras ela pode ser 2:1 ou 3:1, e em outras ainda a proporcionalidade pode nem existir. Os motivos de tais diferenças não são facilmente explicados.

Não apenas os cangurus, mas diversos outros mamíferos, mostram uma sincronização entre a respiração e a locomoção. Os morcegos que pesam entre 100 e 870 g apresentam uma proporção exata de 1:1 entre o bater das asas e a respiração (Carpenter, 1986). Mamíferos que galopam, cujos tamanhos podem variar entre o de um gerbilo e um rinoceronte, respiram de modo sincronizado com a locomoção em uma proporção de 1:1, respirando exatamente uma vez a cada passada (definida como um ciclo completo do movimento da perna). Em cães que trotam, observados com o auxílio de filmes de raio X, o diafragma mostrou um movimento para frente e para trás, duas vezes durante cada passada (o tronco é submetido a duas acelerações e desacelerações durante uma passada, uma vez para cada uma das patas anteriores). Contudo, a alternância das forças exercidas pelos membros anteriores sobre a parede do peito sugere um movimento mais complicado do ar entre os dois pulmões (Bramble e Jenkins, 1993).

Regulação da respiração

Se a demanda de oxigênio aumentar, a ventilação dos órgãos respiratórios deverá ser aumentada de modo compatível. Da mesma forma, se for reduzida a concentração de oxigênio do meio, deverá haver compensação por meio do aumento da ventilação, ou pelo aumento da quantidade de oxigênio removido do ar respirado, ou por ambos.

É interessante notar que nos vertebrados de sangue quente – mamíferos e aves – a ventilação pulmonar é regulada de forma bastante precisa em relação à demanda de oxigênio, mas o principal agente responsável pela regulação é a concentração de dióxido de carbono no ar do pulmão. Isso é facilmente demonstrado pela adição de dióxido de carbono ao ar inspirado, o que causa um rápido aumento na ventilação pulmonar (Fig. 1.17). O ar atmosférico normal quase não contém dióxido de carbono (0,03%) e se 2,5% de CO_2 forem

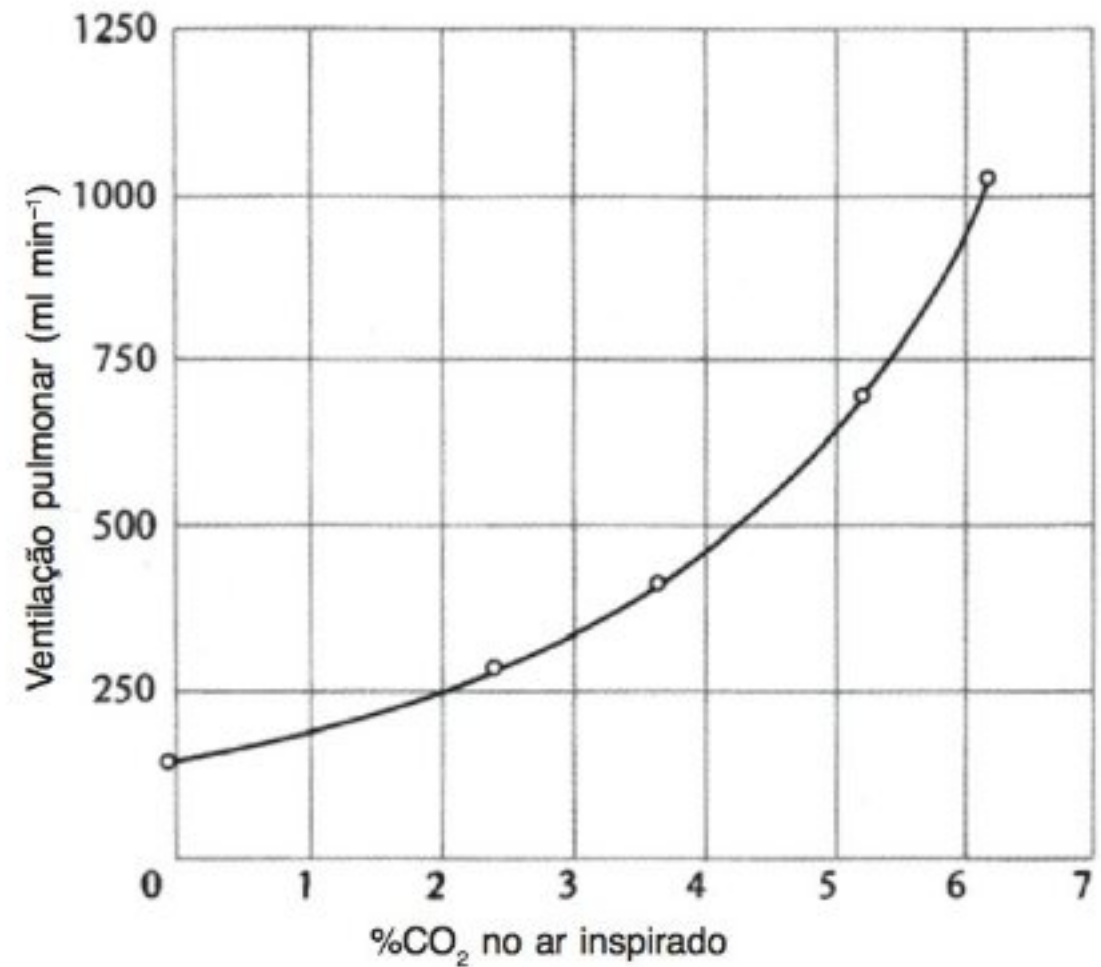


Fig. 1.17 Efeito da elevação do conteúdo de dióxido de carbono do gás expirado sobre o volume ventilatório pulmonar de galinhas (Johnston e Jukes, 1966).

adicionados ao ar inspirado, o volume ventilatório é aproximadamente dobrado. O efeito é semelhante tanto nos mamíferos como nas aves.

Esses 2,5% de CO_2 não representam realmente muito, pois o ar no pulmão dos mamíferos já contém cerca de 5% desse gás. Se a concentração de dióxido de carbono no ar inspirado for aumentada até atingir a concentração que é normalmente encontrada no pulmão, o volume ventilatório aumentará muito. Em concentrações muito mais altas, o dióxido de carbono torna-se narcotizante e, portanto, provoca reações anormais.

O oxigênio tem um efeito muito menor na ventilação. Se a concentração de oxigênio no ar inspirado for reduzida em cerca de 2,5%, de 21% para 18,5% de O_2 , não haverá praticamente qualquer modificação na respiração.

O centro respiratório

Os movimentos respiratórios nos mamíferos são realizados pelos músculos do diafragma e intercostais. Os movimentos rítmicos desses músculos são controlados pelo centro respiratório, que está localizado na área da medula alongada e da ponte no cérebro.

O centro respiratório contém grupos separados de neurônios para a inspiração e a expiração, que funcionam de forma alternada. Quando os neurônios inspi-

ratórios excitam os músculos da respiração, impulsos inibitórios junto aos neurônios envolvidos na expiração mantêm os músculos inativos. Quando a atividade dos neurônios inspiratórios cessa, os neurônios expiratórios tornam-se ativos e dessa forma a ação alternada dos dois grupos continua indefinidamente.

O centro respiratório é sensível ao aumento do dióxido de carbono ou ao aumento da acidez no líquido cerebrospinal, sendo que um aumento da PCO_2 no sangue faz com que o dióxido de carbono difunda-se rapidamente do sangue para o líquido cerebrospinal. A acidez sangüínea, sem um aumento no dióxido de carbono, é menos efetiva porque o íon hidrogênio não se difunde rapidamente no líquido cerebrospinal.

Como um suprimento adequado de oxigênio é essencial, pode parecer peculiar que o centro respiratório seja bastante insensível à diminuição de oxigênio no sangue. Contudo, existem quimiorreceptores periféricos que são sensíveis a essa diminuição. Esses receptores estão em parte localizados no corpo carotídeo e em parte no arco aórtico, próximo ao coração. Uma diminuição da PO_2 no sangue arterial ativa esses quimiorreceptores, que causam um aumento tanto na amplitude quanto na frequência respiratória. Contudo, o efeito não é muito pronunciado porque um aumento no volume ventilatório leva a uma perda de dióxido de carbono do sangue, que, por sua vez, reduz a ventilação. Como resultado, uma diminuição moderada no oxigênio tem efeitos diminutos sobre a respiração que, sob circunstâncias normais, é regulada principalmente para manter uma PCO_2 normal, assim como o equilíbrio ácido-básico do sangue.

Durante o exercício, a respiração é aumentada e esse acréscimo ocorre antes que a elevação do consumo de oxigênio e da produção de dióxido de carbono dos músculos alterem o conteúdo desses gases no sangue. O que acontece é que os impulsos do córtex motor cerebral, assim como dos proprioceptores nos músculos, afetam a respiração de modo que no final a PCO_2 do sangue durante o exercício é mantida bastante próxima ao nível normal de repouso e o oxigênio é suprido na proporção em que é consumido pelos músculos.

A sensibilidade da respiração à concentração de dióxido de carbono é freqüentemente usada por nadadores que desejam permanecer debaixo da água durante longos períodos. Ao respirar profundamente durante

algum tempo, um indivíduo consegue aumentar a perda de dióxido de carbono dos pulmões e do sangue, eliminando os estímulos normais à respiração. Conseqüentemente, um indivíduo, após hiperventilar, pode permanecer debaixo da água por mais tempo antes de ter que retornar à superfície por conta da necessidade de respirar.

Essa prática é extremamente perigosa. Quando um indivíduo mergulha, o oxigênio em seu sangue é gradualmente exaurido, mas, na ausência da concentração normal de dióxido de carbono, a necessidade de respirar não é muito grande. Portanto, ele permanece submerso e, quando o oxigênio no sangue fica reduzido, o indivíduo pode perder a consciência, mesmo sem estar ciente do perigo. Se nesse estado ele não for imediatamente socorrido, poderá morrer por afogamento. De fato, essa seqüência de eventos tem sido a causa de muitos acidentes, especialmente em piscinas, quando bons nadadores, a título de competição, tentam permanecer debaixo da água por muito tempo (Craig, 1961).

Animais aquáticos

Tem-se afirmado que focas e baleias são menos sensíveis ao dióxido de carbono que outros animais e, portanto, são capazes de ficar debaixo da água por mais tempo. Contudo, a duração de um mergulho é provavelmente limitada pela quantidade de oxigênio disponível e é pouco provável que um mergulho possa ser prolongado meramente por uma diminuição na sensibilidade ao dióxido de carbono.

Caso se queira examinar a resposta ao dióxido de carbono inspirado em diversos animais, não é suficiente fazer a medida da frequência respiratória. Em alguns animais, a frequência respiratória aumenta consideravelmente em resposta ao dióxido de carbono, mas em outros pode haver pouca, ou nenhuma, alteração na frequência. O volume corrente pode, todavia, aumentar consideravelmente. Isso tem sido observado, por exemplo, na equidna (*Tachyglossus*) (Bentley e col., 1967). A informação necessária é o *volume ventilatório* (ou seja, o produto entre a frequência respiratória e o volume corrente).

Se for determinado o aumento do volume ventilatório em resposta ao dióxido de carbono, observa-se que a foca, quando submetida a concentrações de dióxido de carbono superiores a 6%, é ainda mais sensível ao

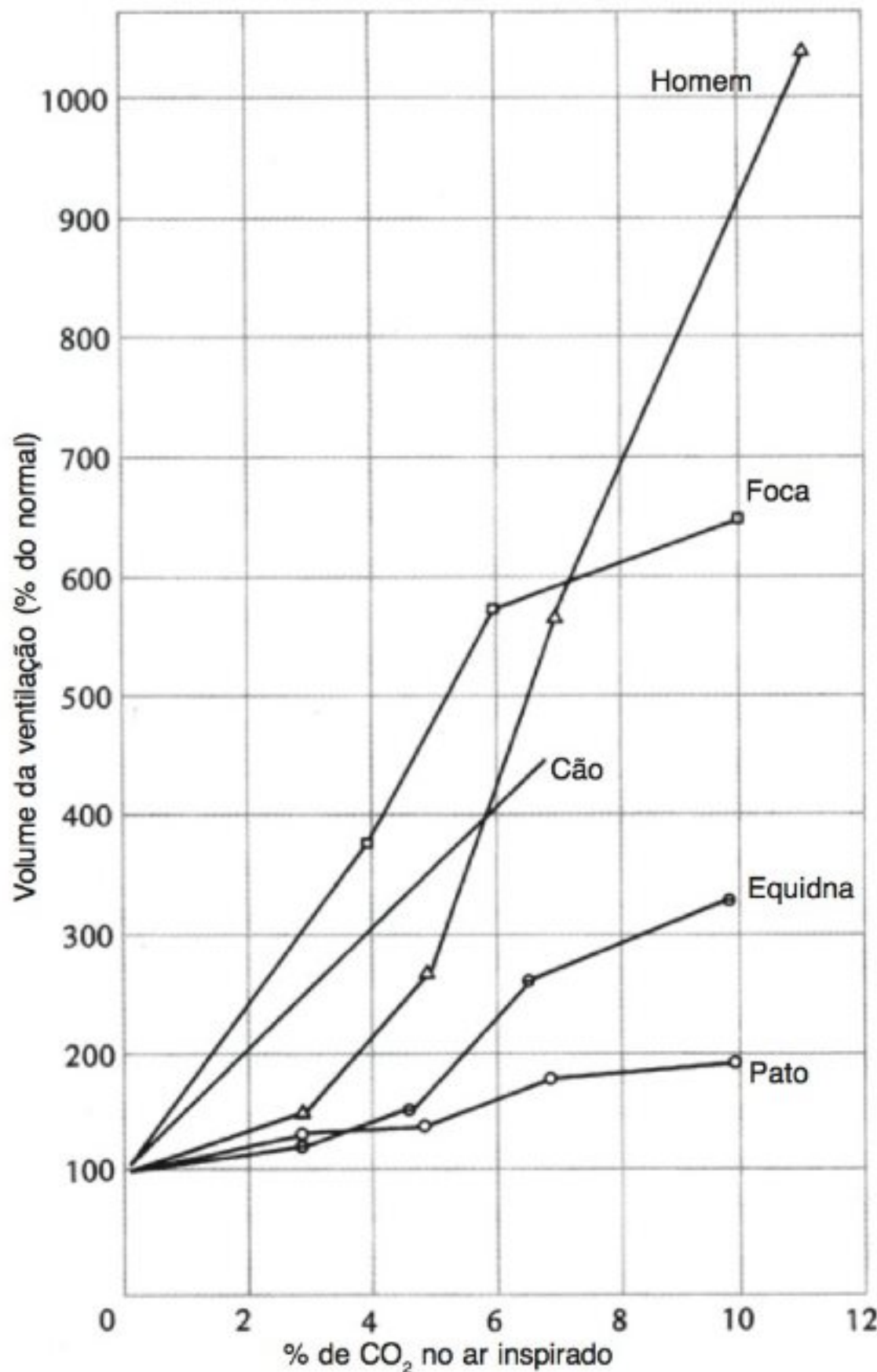


Fig. 1.18 Um acréscimo no conteúdo de dióxido de carbono do ar inspirado causa um grande aumento no volume respiratório. Observe que a foca é mais sensível ao dióxido de carbono que o cão (Bentley e col., 1967).

dióxido de carbono que os animais não mergulhadores, como o homem e o cão (Fig. 1.18). Isso contradiz as afirmações de que as focas mergulhadoras são insensíveis ao dióxido de carbono.

Comparação entre as respirações aérea e aquática

Em muitos invertebrados aquáticos, a regulação da respiração é precária ou mesmo ausente. Isso é válido, em especial, nas espécies marinhas que normalmente

vivem em água bem arejada, com um suprimento de oxigênio relativamente constante. Alguns animais inferiores são bastante tolerantes à falta de oxigênio; os moluscos bivalves podem manter as conchas fechadas durante longos períodos e, na ausência de ventilação, utilizam processos metabólicos anaeróbios (ver Cap. 5).

Para a maioria dos animais aquáticos, o principal estímulo à respiração é a falta de oxigênio. Isso é comum nos crustáceos, polvos, peixes, etc. O efeito do dióxido de carbono nos invertebrados aquáticos nunca é muito pronunciado e pode estar ausente. A tensão de dióxido de carbono na água natural é quase sempre baixa e, como será discutido no capítulo 2, devido à alta solubilidade do dióxido de carbono na água, os animais aquáticos não têm como desenvolver uma alta tensão deste gás. Se esses animais dependessem de um aumento da tensão de dióxido de carbono para o estímulo respiratório, não seria possível assegurar um suprimento adequado de oxigênio.

Se forem comparadas duas espécies bastante semelhantes, a lagosta do mar (*Homarus*) e o lagostim de água doce (*Astacus*), observa-se uma diferença característica. A lagosta, um animal marinho, não apresenta alteração significativa na ventilação com a diminuição do conteúdo de oxigênio na água. O lagostim de água doce, ao contrário, responde à diminuição do oxigênio com um aumento da ventilação. A diferença é facilmente compreensível. A lagosta vive em águas frias, onde o teor de oxigênio é sempre alto, e seria supérfluo um mecanismo elaborado para a regulação da ventilação. O lagostim, por outro lado, pode facilmente se deparar com ambientes de água doce nos quais há muito pouco oxigênio, e uma resposta ventilatória faz-se necessária.

Os peixes, em geral, respondem a uma diminuição do teor de oxigênio e a resposta às alterações no dióxido de carbono é mínima. Com relação a isso, eles se assemelham mais aos outros animais aquáticos que aos vertebrados de respiração aérea. Na maioria das vezes, os insetos são muito sensíveis ao dióxido de carbono.

Essas diferenças podem ser generalizadas? Já foi mencionado que os animais aquáticos não podem basear a regulação respiratória no dióxido de carbono, não apenas porque a tensão de dióxido de carbono em águas naturais é normalmente baixa, mas também porque essa é uma medida pouco confiável do conteúdo de oxigênio. A água do mar é altamente tamponada, de modo

que a tensão de dióxido de carbono nunca atinge níveis apreciáveis. Por outro lado, a água doce estagnada pode apresentar altas concentrações de dióxido de carbono, normalmente associadas a baixas concentrações de oxigênio. Os animais aquáticos possivelmente não poderiam depender de algo tão pouco seguro como a concentração de dióxido de carbono; quando a respiração desses animais é regulada, é em resposta à concentração de oxigênio.

A pergunta agora é: por que nos animais terrestres de respiração aérea foi abandonada a regulação pelo oxigênio e o dióxido de carbono tomou-se o principal estímulo? A resposta provável é que, como o oxigênio encontra-se facilmente disponível na atmosfera, a concentração de dióxido de carbono tende a se elevar nos órgãos respiratórios. Por exemplo, se um mamífero reduzir o oxigênio no ar respirado de 21% para 16%, ocorrerá um aumento simultâneo do dióxido de carbono para aproximadamente 5%, uma quantidade que afeta significativamente o equilíbrio ácido-básico do organismo. Uma diminuição do oxigênio para 16% não traz qualquer efeito fisiológico extremo, mas uma alteração de 1% na concentração de dióxido de carbono, digamos de 4% para 5%, constitui um aumento de 25% do ácido carbônico.

Pode ser mais fácil, do ponto de vista fisiológico, construir um sistema preciso de controle baseado no dióxido de carbono e na detecção de pequenas alterações na concentração do íon hidrogênio do que imaginar um sistema sensível a pequenas alterações na concentração de oxigênio. Seja como for, de maneira geral verifica-se que os animais de respiração aérea são muito mais sensíveis às alterações do dióxido de carbono do que às do oxigênio.

PEIXES DE RESPIRAÇÃO AÉREA

Muitos peixes responderão à diminuição do conteúdo de oxigênio na água nadando para a superfície para sorver uma bolha de ar pela boca, uma resposta que melhora enormemente o suprimento de oxigênio. Um peixe dourado mantido na água a uma tensão de oxigênio de apenas 20 mmHg engole ar na superfície a uma frequência de 180 vezes por hora, o que quase dobra o conteúdo de oxigênio do sangue arterial do peixe carente de oxigênio (Burggren, 1982).

Outros peixes são especificamente mais bem adaptados à respiração aérea que o dourado. Os peixes pulmonados são bem conhecidos, mas não são os únicos peixes que dependem de ar para respirar. Muitos peixes recorrerão à respiração aérea apenas quando o conteúdo de oxigênio na água for baixo; relativamente, poucos dependem de ar a tal ponto que, se forem mantidos submersos, acabarão se afogando.

Existem duas razões ecológicas principais para a respiração aérea acessória ou exclusiva: (1) depleção do oxigênio na água e (2) a ocorrência de secas periódicas. Um peixe pulmonado, por exemplo, durante os períodos de seca, enterra-se profundamente na lama, encerra-se dentro de um casulo e permanece inativo até a próxima cheia.

A maioria dos peixes de respiração aérea é de água doce tropical ou pertence a espécies estuarinas; poucos são realmente marinhos. A água doce deficiente em oxigênio é muito mais comum nos trópicos do que em climas temperados. Isso ocorre porque existem muitas substâncias orgânicas em decomposição na água, a temperatura é alta e acelera a ação bacteriana, pequenos corpos de água são freqüentemente muito sombreados pela floresta (que reduz a fotossíntese e a produção de oxigênio na água), e há uma pequena alteração na temperatura entre o dia e a noite e, portanto, uma convecção térmica mínima para levar a água rica em oxigênio da superfície para as camadas mais profundas. Contudo, nem todos os peixes de respiração aérea pertencem aos trópicos. O conhecido peixe de água doce *Amia calva* é encontrado no norte dos Estados Unidos, mesmo onde os lagos ficam congelados durante o inverno. Durante tais períodos, eles vivem bem sem respirar o ar porque a temperatura baixa reduz seu consumo de oxigênio.

Foi explicado que as brânquias dos peixes não são muito adequadas para a respiração no ar. Falta-lhes a rigidez necessária e elas tendem a aderir umas às outras, mas mesmo assim uma pequena quantidade de oxigênio pode ser obtida por meio das brânquias no ar. Qualquer outra superfície úmida pode suplementar as trocas gasosas, contanto que seja uma superfície que tenha acesso ao ar e seja suprida de sangue. Alguma troca gasosa pode sempre ocorrer através da pele e da superfície da cavidade bucal, mas, além disso, pode haver outros órgãos anatomicamente mais especializados que auxiliam nas trocas gasosas. Os órgãos co-

Tabela 1.6 Peixes que se utilizam da respiração aérea acessória ou dependem completamente do ar. A maioria é constituída de teleósteos modernos; apenas os três últimos são peixes pulmonados verdadeiros.

Órgão utilizado para a respiração no ar	Peixe	Habitat	Comentários
Brânquias	<i>Synbranchus</i>	América do Sul, água doce	Um peixe com formato de enguia; muçum*
Pele	<i>Anguilla</i>	América do Norte, Europa	A enguia comum; reproduz-se no mar; a larva migra para a água doce
Pele	<i>Periophthalmus</i>	Praias estaurinas tropicais	Um peixe comum, freqüentemente chamado de mestre da lama
Boca e cavidades operculares	<i>Electrophorus</i>	América do Sul, água doce	A enguia elétrica; poraquê*
Boca e cavidades operculares	<i>Anabas</i>	Sudeste da Ásia, água doce	Chamado de perca escaladora, mas não é realmente uma perca; semelhante ao Betta, o peixe lutador siamês
Boca e cavidades operculares	<i>Clarias</i>	Sudeste da Ásia, (introduzido na Flórida) água doce	Um bagre, também conhecido como o bagre andador
Boca e cavidades operculares	<i>Gillichthys</i>	Costa do Pacífico da América do Norte	Também chamado de sugador de lama
Estômago	<i>Plecostomus</i>	América do Sul, água doce	Um pequeno bagre comum em aquários caseiros
Estômago	<i>Anicistrus</i>	América do Sul, água doce	Um bagre blindado, protegido por espinhos grossos e lâminas ósseas
Intestino	<i>Hoplosternum</i>	América do Sul, água doce	Um bagre blindado
Bexiga natatória	<i>Arapaima</i>	América do Sul, rios	O maior peixe de água doce do mundo; pirarucu*
Bexiga natatória	<i>Amia</i>	América do Norte, água doce	Vive no norte em áreas onde os lagos permanecem cobertos de gelo durante o inverno; pertencente ao grupo primitivo <i>Holostei</i> ; bowfin
Bexiga natatória	<i>Lepisosteus</i>	América do Norte, água doce	Pertencente ao grupo primitivo <i>Holostei</i> ; garpike
Pulmão	<i>Polypterus</i>	África, água doce	O bichir tem um pulmão, mas não é um verdadeiro peixe pulmonado (ver texto)
Pulmão	<i>Lepidosiren</i>	América do Sul, água doce	Um verdadeiro peixe pulmonado; pirambóia*
Pulmão	<i>Protopterus</i>	África, água doce	Um verdadeiro peixe pulmonado
Pulmão	<i>Neoceratodus</i>	Austrália, água doce, rios	Um verdadeiro peixe pulmonado

*Nomes populares no Brasil

mumente utilizados na respiração aérea são: brânquias, pele, boca, cavidades operculares, estômago, intestino, bexiga natatória e pulmão.

Alguns peixes de respiração aérea estão incluídos na tabela 1.6, com alguns comentários para colocá-los num esquema familiar de referência. É importante notar que todos os peixes, exceto os cinco últimos da tabela, são peixes ósseos superiores comuns (*Actinopterygii*).

O *Amia calva* (bowfin) é um representante do grupo primitivo *Holostei* e o bichir (*Polypterus*) é peculiar porque possui um pulmão, mas ambos são considerados representantes primitivos dos *Actinopterygii*. Apenas os três últimos peixes listados são os verdadeiros peixes pulmonados (*Dipnoi*), que provavelmente estão estreitamente relacionados aos *Crossopterygii* (a subclasse que contém o famoso celacanto, *Latimeria*). Há

Tabela 1.7 Alguns peixes de respiração aérea obrigatória.

Peixe	Órgão respiratório	Habitat
<i>Protopterus</i>	Pulmão	África
<i>Lepidosiren</i>	Pulmão	América do Sul
<i>Arapaima</i>	Bexiga natatória	América do Sul
<i>Hoplosternum</i>	Intestino	América do Sul
<i>Ophiocephalus</i>	Cavidades faríngeas	Sul da Ásia e África
<i>Electrophorus</i>	Boca	América do Sul

um gênero dos verdadeiros peixes de respiração aérea em cada um dos três continentes: Austrália, África e América do Sul.

A necessidade de respiração aérea depende da quantidade de oxigênio na água e da temperatura, pois a taxa de consumo de oxigênio aumenta com a temperatura. Por essa razão, nem sempre é possível afirmar se um dado peixe depende ou não da respiração aérea. Contudo, alguns peixes dependem tanto da respiração aérea que não podem sobreviver mesmo em água bem arejada. São peixes de respiração aérea obrigatória e se afogam se forem privados do acesso ao ar. Os peixes relacionados na tabela 1.7 são de respiração aérea obrigatória; o interessante é que o peixe pulmonado australiano, *Neoceratodus*, não está incluído.

Agora, será discutido o modo de funcionamento de diversos mecanismos e sua eficácia, por meio da descrição de alguns peixes estudados pelos fisiologistas.

Enguia comum

A enguia comum européia e norte-americana (*Anguilla vulgaris*) é supostamente capaz de rastejar distâncias consideráveis na terra e passar de um curso da água para outro, em especial à noite e pela grama úmida. Os pescadores freqüentemente mantêm enguias vivas em uma caixa durante dias, apenas cobertas com um saco úmido para evitar que elas fiquem ressecadas.

Quando uma enguia está fora da água, mantém suas cavidades branquiais infladas de ar. Aproximadamente uma vez por minuto, ela renova o ar da cavidade branquial. Em contraste, quando está na água a 20°C, ela respira a uma freqüência de cerca de 20 vezes/minuto.

O consumo de oxigênio de uma enguia exposta ao ar é aproximadamente a metade de quando está na água

à mesma temperatura. Quando a enguia é transferida para o ar, o oxigênio obtido a partir do ar é inicialmente suplementado com oxigênio removido da bexiga natatória; essa quantidade pode, durante a primeira hora, ser quase igual àquela obtida a partir do ar. Contudo, quando uma enguia é exposta por muito tempo ao ar, ela gradualmente acumula um débito substancial de oxigênio e a concentração de ácido láctico no sangue aumenta. Quando devolvida à água, recupera-se rapidamente e em duas horas o ácido láctico no sangue volta ao nível normal.

A uma temperatura mais baixa, 7°C, a taxa de consumo de oxigênio é muito mais baixa, não havendo elevação do ácido láctico no sangue e, aparentemente, não há débito de oxigênio. A permeabilidade da pele ao oxigênio deve ser quase que independente da temperatura, e a baixas temperaturas a captação combinada de oxigênio através da pele e brânquias parece ser suficiente para exceder a taxa metabólica (Fig. 1.19).

A importância relativa das brânquias e da pele para a enguia difere na água e no ar. Na água (a 20°C), cerca de 0% da captação total de oxigênio ocorre através das brânquias; o restante, pela pele. No ar, apenas aproximadamente um terço da captação total de oxigênio ocorre através das brânquias; os dois terços restantes, através da pele. Apesar de as brânquias serem ainda de alguma utilidade no ar, elas estão longe de ser adequadas. Mesmo com o auxílio da pele, o total de oxigênio disponível é insuficiente para evitar um débito de oxigênio e a formação de ácido láctico, exceto a temperaturas mais baixas.

Enguia elétrica (poraquê)

A enguia elétrica da América do Sul (*Electrophorus electricus*) é conhecida por suas poderosas descargas elétricas, que podem atingir 550 V, o suficiente para atordoar ou matar outros peixes e talvez até mesmo um ser humano. A enguia elétrica respira pela boca e se afoga se o acesso ao ar for impedido. A cavidade bucal, que é imensamente vascularizada, tem múltiplas dobras e papilas que aumentam muito a área de superfície.

A enguia elétrica capta ar pela boca a intervalos que variam de poucos segundos a vários minutos. O oxigênio nesse ar é diminuído gradualmente, enquanto o dióxido de carbono aumenta, mas não na mesma proporção (Fig. 1.20). Quando o oxigênio cai para aproxi-

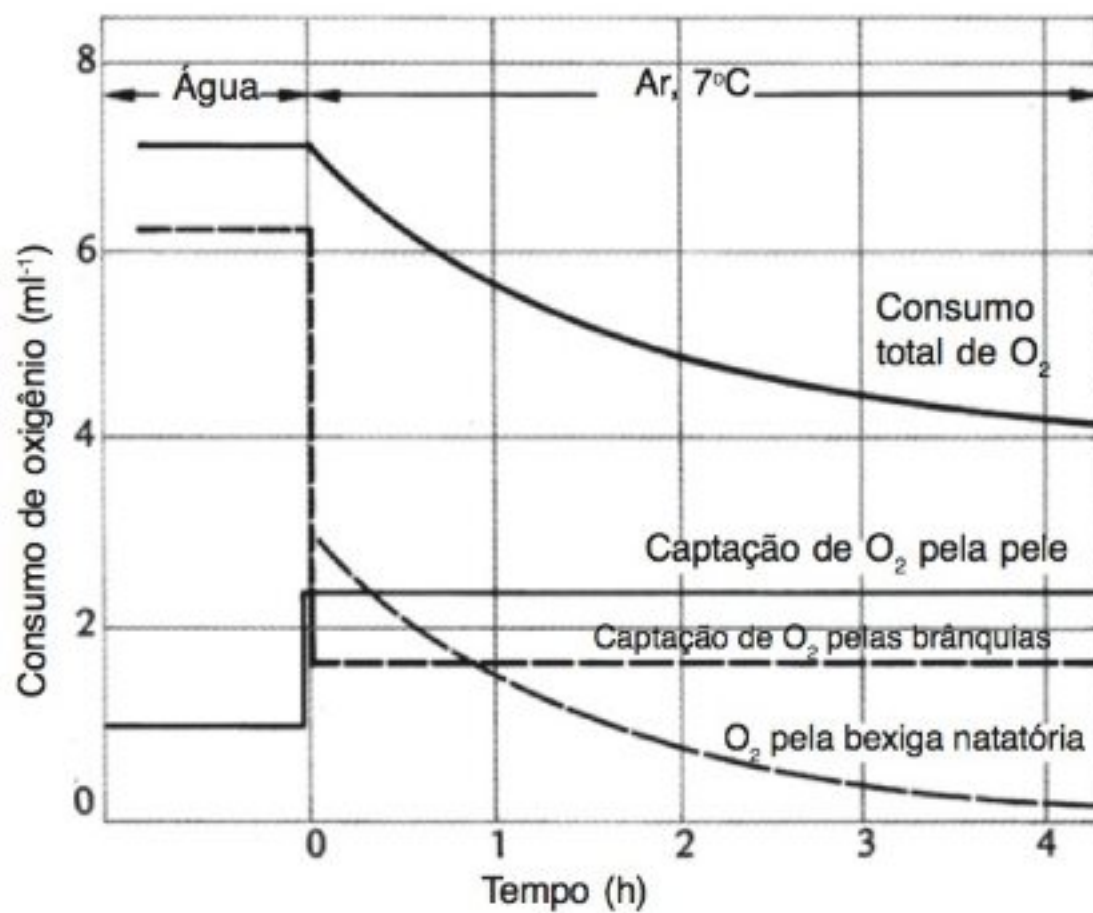


Fig. 1.19 Quando uma enguia é transferida da água para o ar (a 7°C), sua taxa de consumo de oxigênio diminui gradualmente e se estabiliza em um nível mais baixo (curva superior). Inicialmente, o oxigênio é captado a partir da bexiga natatória, mas, quando ele se esgota, a captação combinada de oxigênio a partir da pele e das brânquias é suficiente para manter a já reduzida taxa de consumo de oxigênio (Berg e Steen, 1965).

madamente um terço, o peixe lentamente move-se para a superfície para renovar o ar.

Num animal que respira o ar atmosférico, no qual todas as trocas gasosas ocorrem entre o sangue e um volume de ar, o aumento do dióxido de carbono deve corresponder, a grosso modo, à depleção de oxigênio. Como esse não é o caso da enguia elétrica, o dióxido de carbono deve ser perdido por algum outro lugar; talvez, através das brânquias rudimentares ou, mais provavelmente, através da pele.

A regulação da respiração na enguia elétrica pode ser examinada pela modificação das concentrações de dióxido de carbono e de oxigênio na atmosfera que lhe são oferecidas para respirar. Um aumento substancial do conteúdo de dióxido de carbono no ar resulta em um aumento apenas moderado da frequência respiratória, mas uma queda do conteúdo de oxigênio provoca um grande aumento da frequência. Da mesma maneira, aumentar a pressão de oxigênio acima daquela do ar atmosférico normal causa uma ação um tanto depressora sobre a respiração (Johansen, 1968).

É interessante notar que esse peixe, mesmo sendo de respiração aérea obrigatória, manteve o hábito aquá-

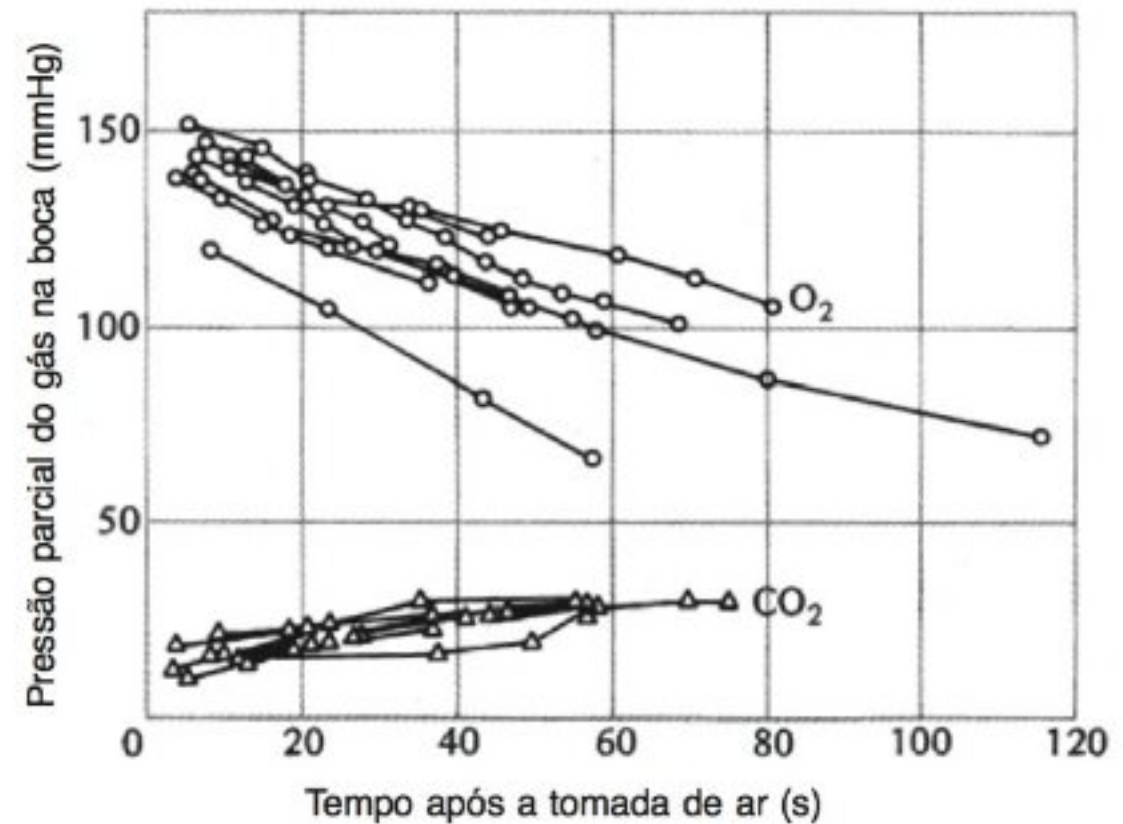


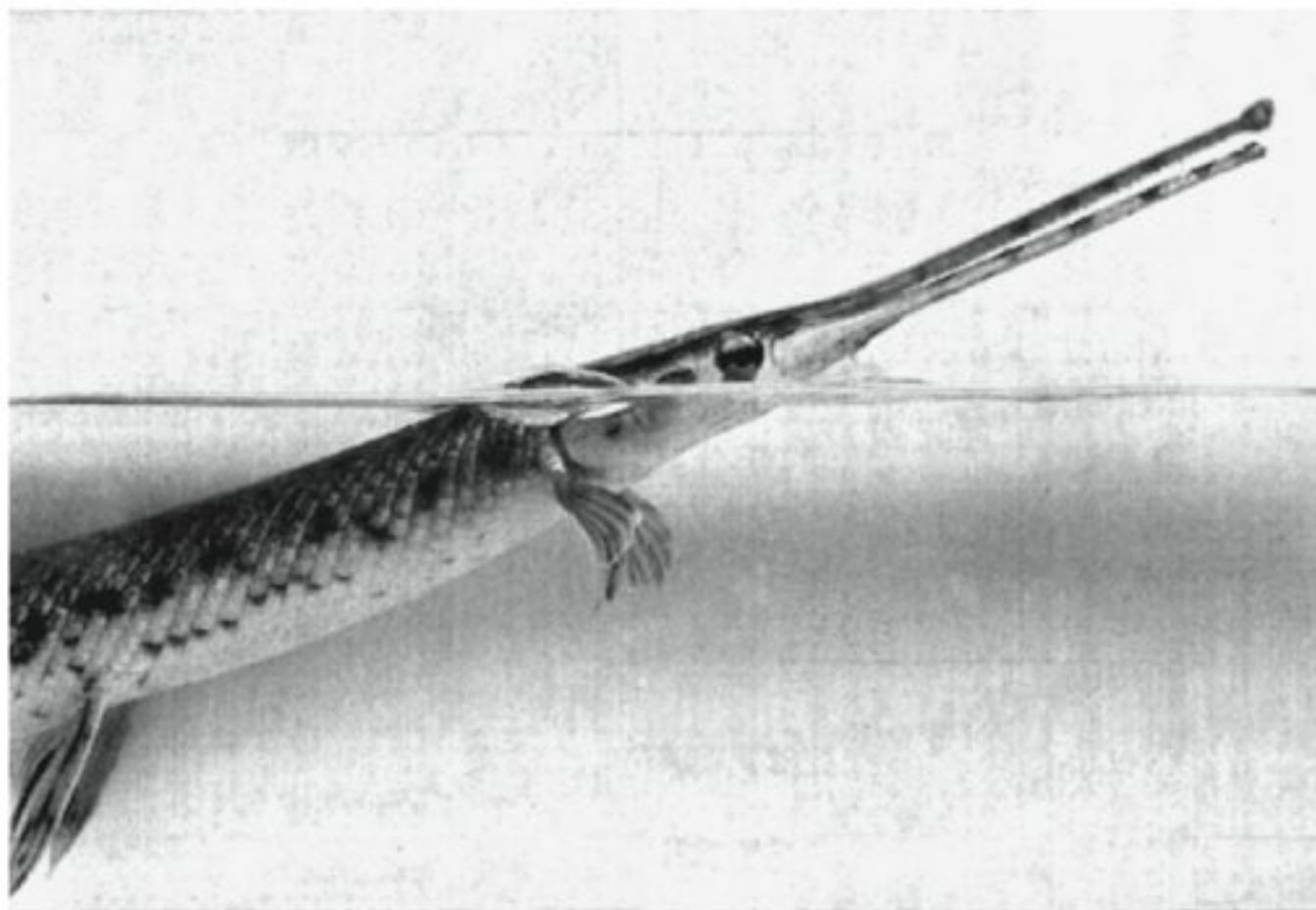
Fig. 1.20 O ar contido na cavidade bucal da enguia elétrica perde gradualmente oxigênio à medida que é usado pelo peixe. O dióxido de carbono presente na boca aumenta gradualmente, mas não na mesma proporção. Quando aproximadamente um terço do oxigênio tiver sido removido, o peixe vai à superfície para a renovação do ar (Johansen e col., 1968).

tico da regulação da respiração dependente do oxigênio. Evidentemente, isso está associado ao fato de que o dióxido de carbono escapa através da pele, que é relativamente permeável, portanto, não havendo um acúmulo que atinja concentrações suficientes para ter alguma importância fisiológica.

Garpike

O *garpike* (*Lepisosteus osseus*) é uma relíquia do antigo grupo *Holostei*, que hoje em dia limita-se à América do Norte. É um peixe que tem um rosto longo com escamas rígidas e não é popular como pescado. Frequentemente, pode ser visto subindo à superfície para respirar. É um peixe de grande porte, pode exceder 10 kg, é amplamente distribuído e pode ser encontrado no norte dos Estados Unidos mesmo onde os lagos ficam congelados durante vários meses no inverno.

O *garpike* tem brânquias e também utiliza sua bexiga natatória modificada para respirar. A frequência com que vai à superfície para sorver ar fresco, que vai para a bexiga natatória, é dependente da temperatura da água. A 22°C, o intervalo entre as respirações é em torno de 8 minutos em um peixe tranquilo, mas no in-



PEIXES DE RESPIRAÇÃO AÉREA Um garpike (*Lepisosteus osseus*) respirando ar na superfície da água. Uma bolha de ar é visível na parte posterior da cabeça; ela acaba de ser expelida da fenda branquial e o peixe está pronto para sorver ar, por meio do rebaixamento do assoalho da boca. A sequência toda requer apenas pouco mais de 0,5 segundo, antes que o peixe retorne para debaixo da água. (Cortesia de Katharine Rahn, Buffalo, Nova York.)

verno, quando a água está coberta de gelo, o peixe obviamente não consegue respirar o ar e depende completamente de suas brânquias. De 20 a 25°C, a respiração aérea é responsável por aproximadamente 70 a 80% da demanda total de oxigênio; o restante ocorre através das brânquias. A eliminação do dióxido de carbono da bexiga natatória é, evidentemente, zero no inverno, quando o peixe depende completamente das brânquias. No verão, o dióxido de carbono eliminado pela bexiga natatória alcança 10% e a maior parte do dióxido de carbono é eliminada por meio das brânquias e pele (Rahn e col., 1971). Isso é característico de muitos peixes que respiram o ar: apesar de a respiração aérea ser importante para a tomada de oxigênio, o dióxido de carbono, por causa de sua alta solubilidade, é eliminado em grande parte na água.

Peixes pulmonados

Os peixes pulmonados africano e sul-americano (*Protopterus* e *Lepidosiren*) foram relacionados na tabela 1.7 como sendo de respiração aérea obrigatória. Eles vivem em águas paradas e em lagos, onde a falta prolongada de chuvas pode causar ressecamento completo de seu habitat. Eles estavam até o próximo período de chuvas, quando saem de seus casulos, enterrados na lama, e retornam à vida normal. O peixe pulmonado australiano (*Neoceratodus*) vive em rios e em cursos de águas lentas. Ele também estiva nos períodos secos, mas

depende muito menos do pulmão e respira principalmente pelas brânquias.

Quando os três tipos de peixes pulmonados são mantidos na água com acesso ao ar, as funções relativas das brânquias e pulmões são como as demonstradas na figura 1.21. No peixe pulmonado australiano, as brânquias são os órgãos principais de trocas gasosas. No peixe pulmonado africano, a maior parte do oxigênio é obtida pelo pulmão e apenas uma pequena fração através das brânquias. No peixe pulmonado sul-americano, praticamente toda a tomada de oxigênio é por meio do pulmão e apenas uma quantidade muito pequena ocorre pelas brânquias. Com o dióxido de carbono, a situação é diferente; tanto o peixe pulmonado africano como o sul-americano trocam aproximadamente metade da quantidade deste gás através do pulmão, o restante através das brânquias. Daí as brânquias serem importantes na troca de dióxido de carbono e o pulmão ter um papel dominante na tomada de oxigênio.

As alterações que acontecem quando os peixes pulmonados são removidos da água para o ar mostram uma relação semelhante entre as três espécies (Fig. 1.22). O consumo de oxigênio dos peixes pulmonados africano e sul-americano continua quase constante no ar. Em contraste, o peixe pulmonado australiano apresenta uma queda acentuada no consumo desse gás, porque normalmente respira no meio aquático e quando fica exposto ao ar ele não consegue obter oxigênio suficiente.

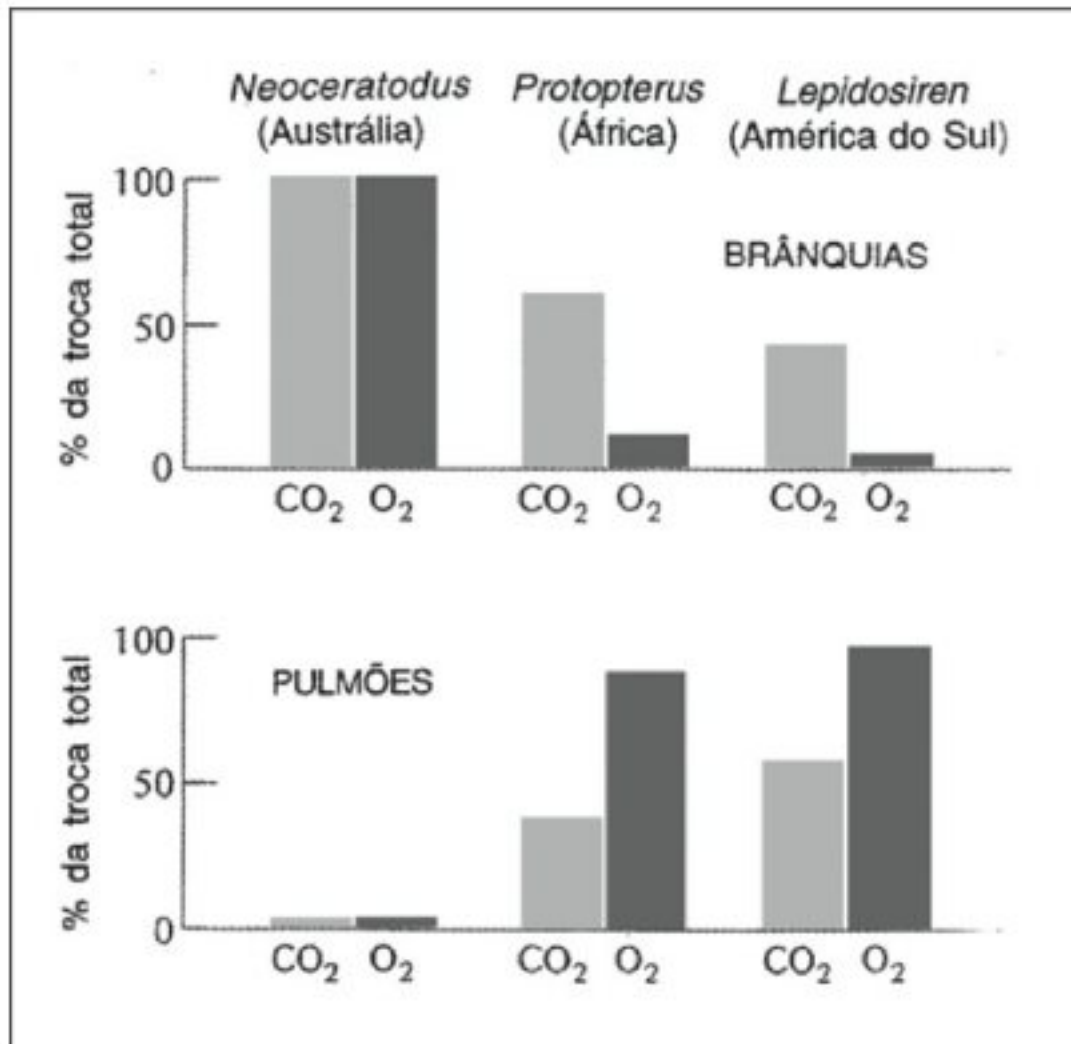


Fig. 1.21 Funções relativas das brânquias (gráfico superior) e dos pulmões (gráfico inferior) nas trocas de gases respiratórios em três tipos de peixes pulmonados quando mantidos na água e com acesso ao ar (Lenfant e col., 1970).

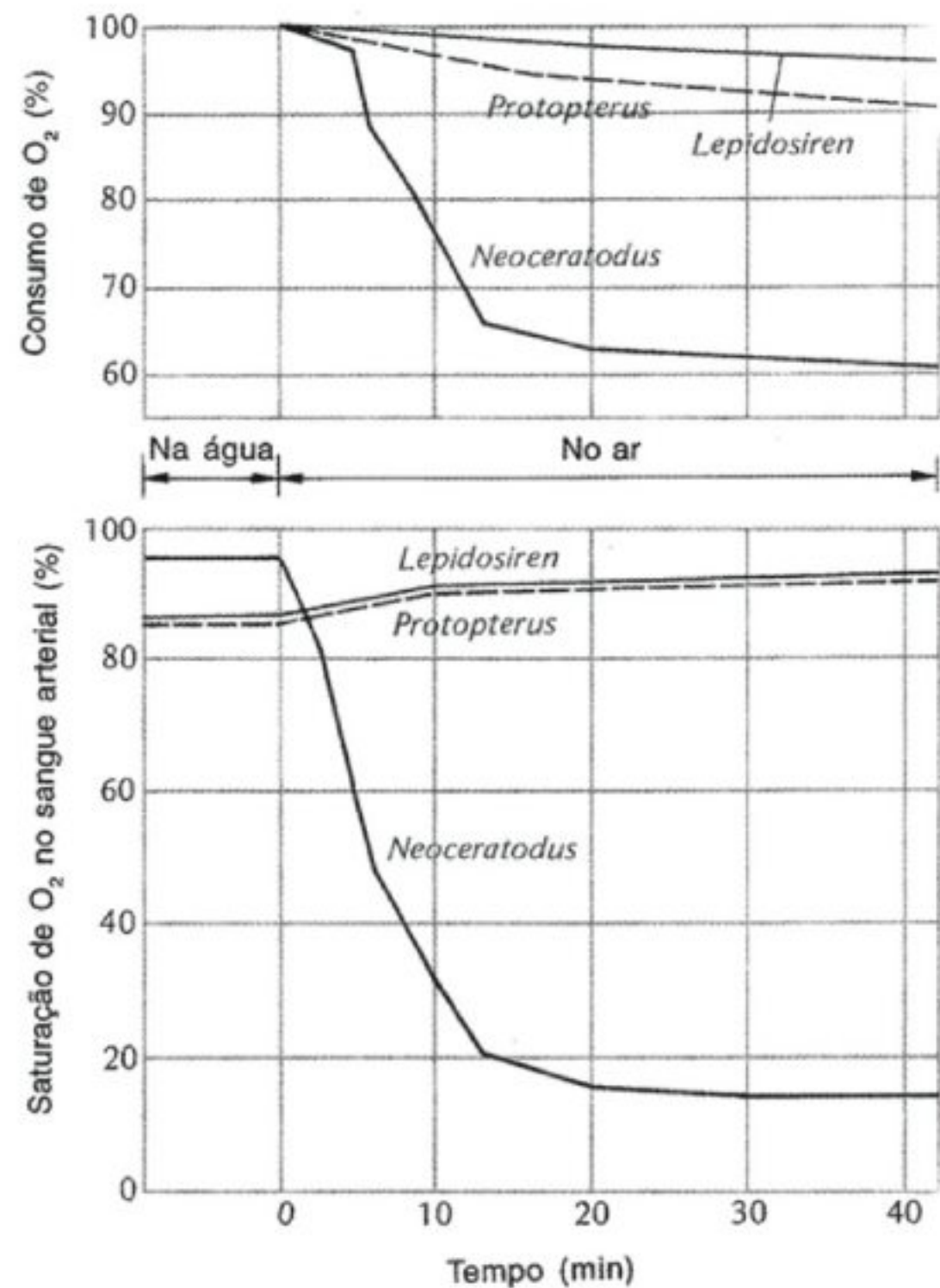


Fig. 1.22 Quando os peixes pulmonados africano e sul-americano são mantidos fora da água, suas taxas de consumo de oxigênio continuam quase inalteradas. O peixe pulmonado australiano mostra uma diminuição acentuada do consumo de oxigênio quando mantido fora da água. Nesta espécie, a saturação de oxigênio no sangue arterial mostra uma queda correspondente (Lenfant e cols., 1970).

A saturação de oxigênio do sangue arterial (parte inferior da Fig. 1.22) revela que os dois peixes de respiração aérea obrigatória mantêm, ou aumentam ligeiramente, a saturação de oxigênio do sangue quando expostos ao ar; o conteúdo de oxigênio arterial do peixe pulmonado australiano é reduzido para próximo de zero, numa clara indicação de que o peixe está se asfixiando.

Os peixes pulmonados estão entre os mais estudados peixes de respiração aérea. As informações sobre muitos outros são, ainda, insuficientes ou virtualmente nulas. O estudo desses peixes poderia ser bastante recompensador, apesar de ser com frequência difícil do ponto de vista técnico, pois muitos são bem pequenos.

A RESPIRAÇÃO DAS AVES

A estrutura do sistema respiratório

Os órgãos respiratórios das aves são bastante diferentes daqueles dos mamíferos. Os pulmões pequenos e compactos das aves comunicam-se com *sacos aéreos* volumosos, de paredes finas e espaços de ar que se estendem entre os órgãos internos, ramificando-se no interior dos ossos das extremidades e do crânio. Esse extenso e intrincado sistema respiratório é considerado como uma adaptação ao voo. Pode-se imediatamente dizer, contudo, que ele não é *necessário* para o voo, porque os morcegos (que têm pulmões típicos dos ma-

Tabela 1.8 Volumes dos sistemas respiratórios de aves e mamíferos típicos, pesando 1 kg (estimados a partir de dados coletados por Lasiewski e Calder, 1971).

	Aves	Mamíferos
Volume pulmonar (ml)	29,6	53,5
Volume traqueal (ml)	3,7	0,9
Volume dos sacos aéreos (ml)	127,5	—
Volume total do sistema respiratório (ml)	160,8	54,4
Volume corrente (ml)	13,2	7,7
Frequência respiratória (min^{-1})	17,2	53,5

míferos) são bons voadores e, às vezes, migram percorrendo longas distâncias.

Pode-se supor que as aves voadoras devam ter um consumo de oxigênio muito alto e que o sistema respiratório delas deva ser analisado sob essa óptica. Contudo, as taxas de consumo de oxigênio de aves e mamíferos, de tamanhos corpóreos iguais, durante o repouso, são muito semelhantes e, apesar de o voo normal requerer um aumento de 8 a 10 vezes no consumo de oxigênio, muitos mamíferos são capazes de aumentos semelhantes. Finalmente, durante o voo, os morcegos têm um consumo de oxigênio bastante semelhante àquele das aves de mesma massa corpórea. Por outro lado, apesar de o sistema respiratório das aves não ser uma condição indispensável ao voo, ele pode trazer vantagens consideráveis.

Pode-se dizer que a presença de espaços de ar no corpo de uma ave a torna mais leve, mas apenas num sentido bastante limitado. As aves precisam de um sistema digestivo, fígado, rins, etc., e apenas acrescentar grandes sacos aéreos à cavidade abdominal não as tornam mais leves. Se esse ar for removido, ou seu volume dobrado, as aves teriam ainda exatamente o mesmo peso para carregar durante o voo. Por outro lado, se o tutano do osso for substituído por volume idêntico de ar, o osso pesará menos. Os ossos preenchidos de ar, portanto, contribuem para tornar as aves mais leves, mas o mesmo não ocorre com outros grandes espaços de ar.

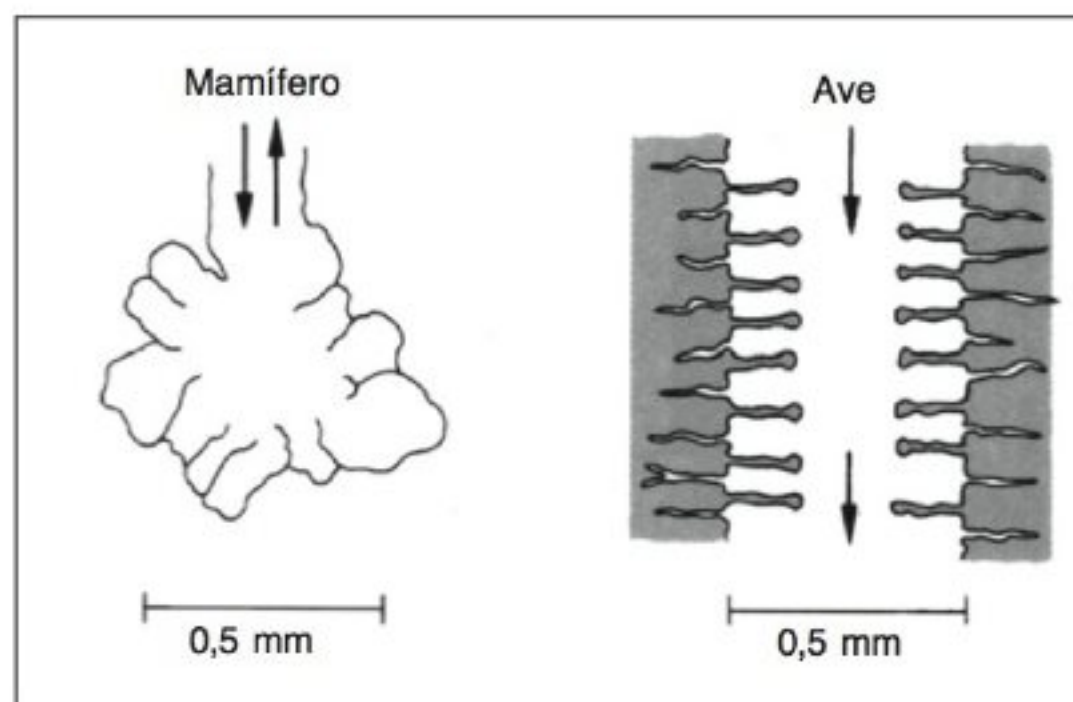


Fig. 1.23 As menores unidades do pulmão dos mamíferos são os alvéolos saculares. No pulmão das aves, as ramificações mais finas são tubos abertos em ambas as extremidades, permitindo o fluxo contínuo de ar (Schmidt-Nielsen, 1972).

Se for feita a comparação entre os volumes dos sistemas respiratórios de aves e mamíferos, verificam-se algumas diferenças notáveis (Tab. 1.8). O volume do pulmão de uma ave típica é apenas um pouco maior que a metade do de um pulmão de um mamífero do mesmo tamanho corpóreo. Em contraste, o volume traqueal de uma ave é muito maior que o de um mamífero. Isso pode ser facilmente entendido, tendo em vista o longo pescoço das aves, mas será visto adiante que existem outras implicações. Os sacos aéreos de uma ave são grandes, muitas vezes com o mesmo tamanho do pulmão, e os mamíferos não possuem sacos aéreos. Portanto, o volume total do sistema respiratório de uma ave é três vezes maior que o de um mamífero.

A diferença entre aves e mamíferos não está restrita aos sacos aéreos; em termos estruturais, os pulmões das aves diferem radicalmente daqueles dos mamíferos. Nesses, as ramificações mais finas dos brônquios terminam nos alvéolos (Fig. 1.23). Nas aves, as ramificações mais finas do sistema bronquial (conhecidas como *parabrônquios*) permitem a passagem contínua de ar. Assim, o ar pode fluir *através* do pulmão das aves, passando continuamente pela superfície de troca; nos mamíferos, o ar deve fluir para dentro e para fora. Essa é a diferença mais importante entre os sistemas respiratórios das aves e dos mamíferos, o que acarreta importantes consequências fisiológicas.

Para entender o funcionamento do sistema respira-

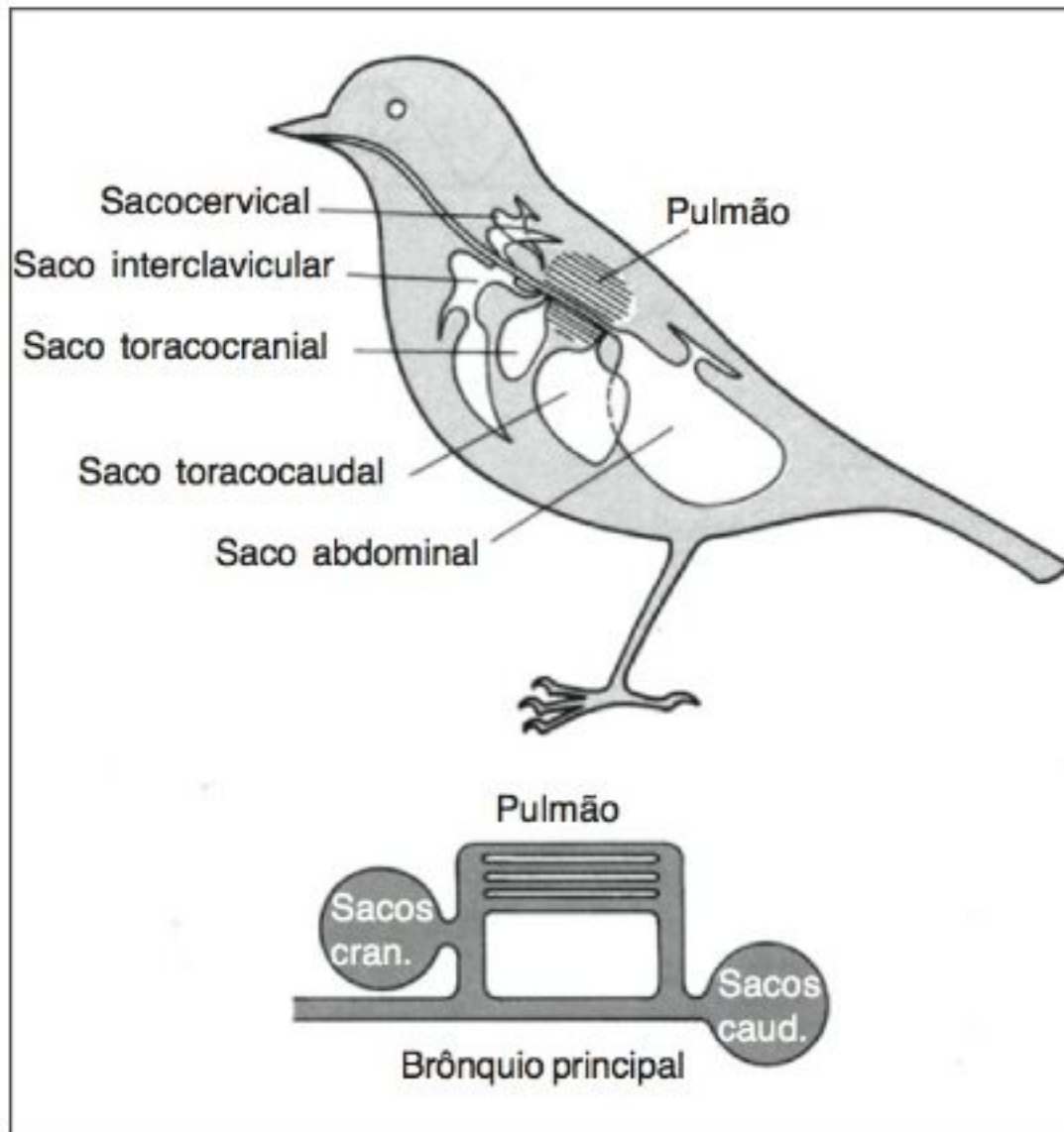
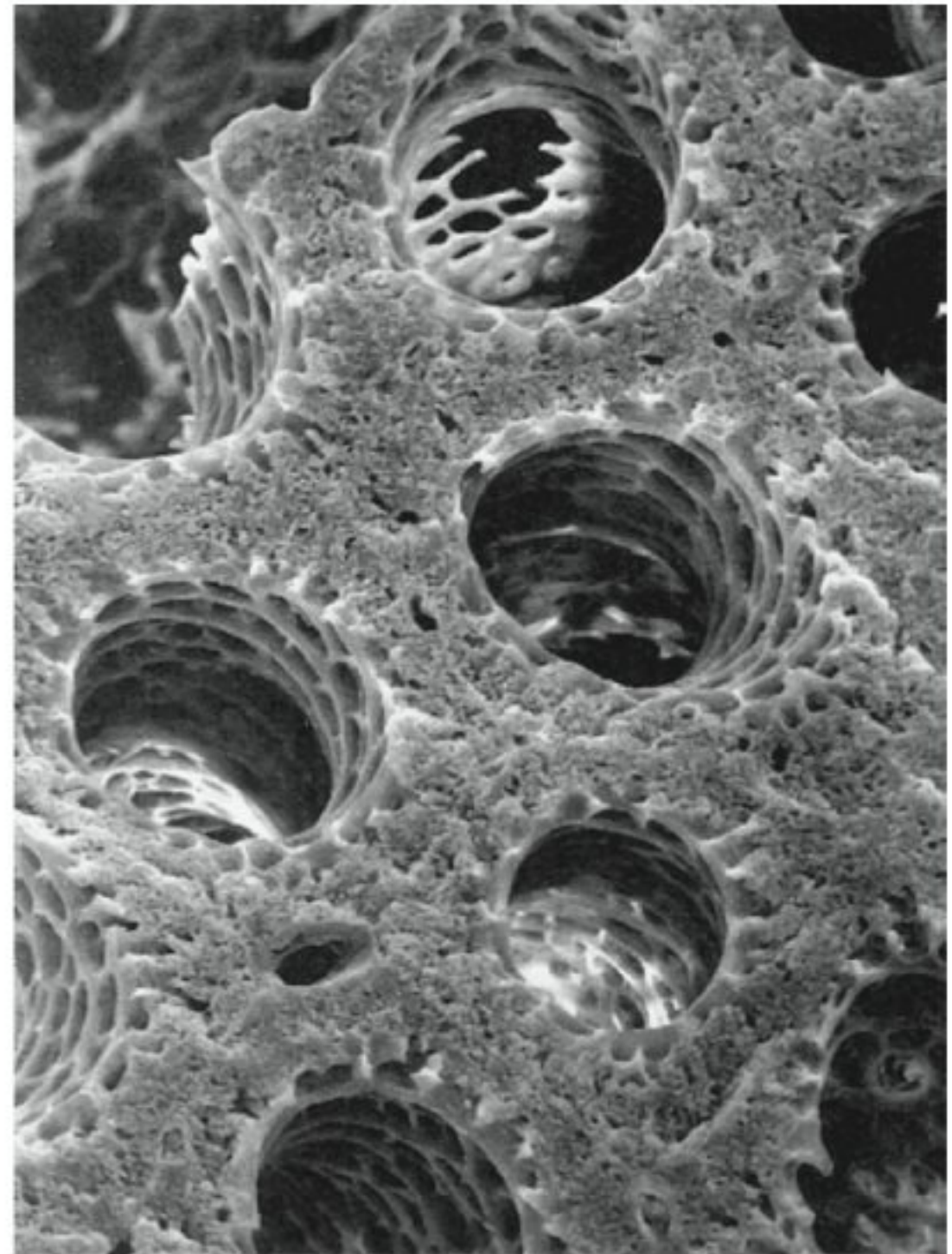


Fig. 1.24 O corpo de uma ave contém diversos sacos aéreos grandes e de paredes finas. O par de pulmões é pequeno e está localizado ao longo da coluna vertebral. O brônquio principal que atravessa o pulmão tem conexões com os sacos aéreos, como também com o pulmão. Na parte inferior, há um diagrama simplificado do sistema, onde todos os sacos cranianos foram combinados em um único espaço e todos os sacos caudais em outro (Schmidt-Nielsen, 1972).

tório das aves, deve-se conhecer alguns aspectos adicionais sobre a complexa anatomia delas; será útil um diagrama dos pulmões e principais sacos aéreos (Fig. 1.24). Não é necessário aprender os nomes de todos os sacos, principalmente porque diferentes pesquisadores com frequência utilizam nomes diversos que apenas confundem o leigo. É importante, contudo, saber que os sacos aéreos formam, anatômica e funcionalmente, dois grupos: um *grupo posterior* ou *caudal*, que inclui os grandes sacos abdominais, e um *grupo anterior* ou *craniano*, que consiste em diversos sacos menores.

A traquéia divide-se em dois brônquios; cada brônquio alcança um dos pulmões e atravessa-o, terminan-



O PULMÃO DAS AVES Secção transversal de um pulmão de ave que apresenta tubos cilíndricos (parabrônquios), os quais permitem o fluxo contínuo do ar, característico dos pulmões das aves. Nesta figura, o diâmetro de cada tubo, em uma galinha doméstica, é ligeiramente menor que 0,5 mm. (Cortesia do Professor H. R. Duncker, Giessen, Alemanha.)

do no saco abdominal. Os sacos cranianos ligam-se a esse brônquio principal, na parte anterior do pulmão; os sacos caudais ligam-se à parte posterior do brônquio principal. O brônquio principal também liga-se ao pulmão e, além disso, alguns dos sacos aéreos ligam-se diretamente ao tecido pulmonar.

Função do sistema respiratório

Qual é a função dos sacos aéreos? Funcionam nas trocas gasosas ou servem, como um fole, para movimentar o ar para dentro e para fora?

A morfologia dos sacos aéreos não indica que eles desempenhem qualquer papel importante nas trocas

gasosas entre o ar e o sangue. Suas paredes são finas, frágeis, pouco vascularizadas, não existindo dobras ou saliências para aumentar a área de superfície.

Um experimento simples que excluiu o papel direto nas trocas gasosas foi feito no século passado por um pesquisador francês. Ele uniu as aberturas dos grandes sacos aéreos abdominais com o restante do sistema respiratório e em seguida introduziu monóxido de carbono nos sacos (Soum, 1896). As aves são muito sensíveis ao monóxido de carbono, mas elas não apresentaram sinais de envenenamento por esse gás. Portanto, o monóxido de carbono não tinha sido absorvido pelo sangue através dos sacos aéreos. Esta conclusão pode ser generalizada; é válida para outros gases que têm propriedades de difusão semelhantes – o oxigênio, por exemplo.

Uma hipótese mais plausível para a função dos sacos aéreos é que eles funcionam como um fole para movimentar o ar para dentro e para fora. No início de uma inspiração, há queda simultânea da pressão nos sacos craniano e caudal à medida que esses se expandem (ver diagrama na Fig. 1.24). Isso significa que, durante a inspiração, o ar flui para o interior dos sacos, mas, como será visto adiante, nem todos os sacos são preenchidos com ar externo. Durante a expiração, a pressão nos sacos aumenta e o ar flui para fora novamente.

Para acompanharmos o fluxo de gás com mais precisão, poderia ser usada uma mistura de gás com uma composição diferente do ar normal e, então, seguir os movimentos desse gás através do sistema respiratório. Um gás conveniente é o oxigênio puro, pois é inofensivo e pode facilmente ser medido com um eletrodo de oxigênio. Para tais experimentos, a avestruz tem a vantagem de respirar lentamente (uma única respiração leva cerca de 10 s) e as alterações na composição do gás podem, portanto, ser facilmente seguidas.

Quando uma avestruz inala, em uma única respiração oxigênio puro ao invés de ar, o oxigênio apresenta-se nos sacos aéreos caudais ao final da respiração (Fig. 1.25). Isso deve significar que o oxigênio inalado alcança esses sacos diretamente através dos brônquios principais. Nos sacos cranianos, por outro lado, a concentração de oxigênio nunca aumenta durante a inalação de oxigênio; no entanto, eles se expandem durante a inspiração, o que significa que eles recebem ar de algum outro lugar. Ao final da segunda inspiração, quan-

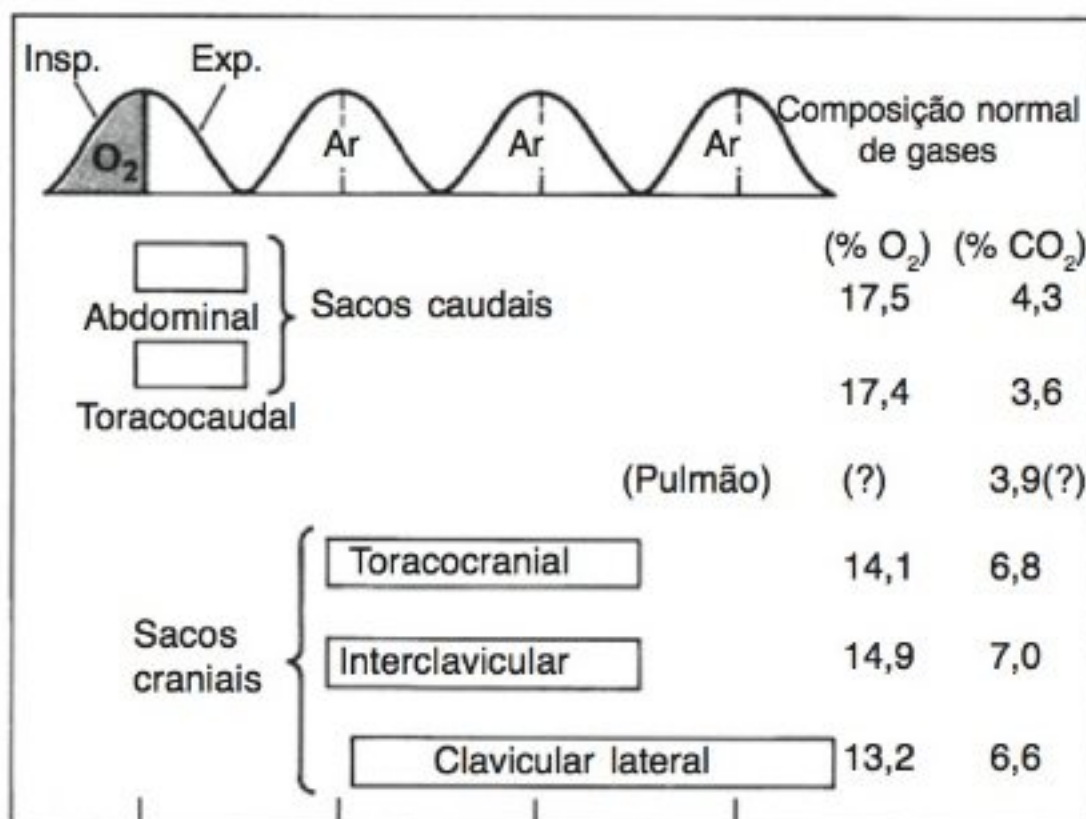


Fig. 1.25 Quando uma avestruz inala em uma única respiração oxigênio puro e depois respira o ar comum, o oxigênio age como um gás rastreador. Ele é inicialmente encontrado nos sacos aéreos caudais. Apenas durante o segundo ou terceiro ciclo respiratório (indicado no topo) o gás se apresenta nos sacos cranianos. A frequência respiratória é de aproximadamente 6 ciclos por minuto. A composição normal dos gases nos sacos aéreos é indicada à direita (Schmidt-Nielsen e cols., 1969).

do a ave novamente respira o ar comum, o oxigênio nos sacos cranianos começa a aumentar. Isso só pode significar que o oxigênio, nesse meio tempo, estava localizado em algum outro lugar do sistema respiratório, presumivelmente nos sacos caudais, tendo passado através do pulmão para alcançar os sacos cranianos.

As concentrações dos gases encontradas nos sacos aéreos são interessantes. Os sacos caudais contêm cerca de 4% de dióxido de carbono (ver Fig. 1.25) e, em relação ao ar atmosférico, a depleção do oxigênio se dá em quantidade semelhante, de 21% para aproximadamente 17%. Nos sacos cranianos, contudo, a concentração de dióxido de carbono é mais alta, entre 6 e 7%, e o oxigênio é proporcionalmente reduzido a uns 13 a 14%. Tais diferenças na composição dos gases podem sugerir que os sacos caudais sejam mais bem ventilados e os sacos cranianos contenham mais ar estagnado, atingindo portanto uma maior concentração de dióxido de carbono. Essa conclusão não é correta.

Um gás marcador também pode servir para determinar a rapidez com que o ar é renovado em um determinado saco. Após a introdução de um gás marcador, diretamente no interior de um saco, a sua concentração diminui de modo gradual, em sincronia com cada ciclo

respiratório, e a taxa de lavagem do gás indica o grau de renovação do ar. O tempo necessário para o gás marcador ser reduzido para a metade do nível inicial pode ser designado como *meia-vida*. Na avestruz, essa meia-vida ficou entre dois e cinco ciclos respiratórios para os sacos aéreos cranianos e caudais; isso significa que ambos os grupos de sacos são igualmente bem ventilados.

Determinações semelhantes em marrecos também resultaram em meias-vidas aproximadamente iguais para os sacos cranianos e caudais (Bretz e Schmidt-Nielsen, 1972). Como os experimentos com gás rastreador demonstram que o ar flui do pulmão para o interior dos sacos cranianos (sua concentração de dióxido de carbono é consistente com essa conclusão) e como a renovação de ar destes é alta, as evidências indicam que eles servem como uma câmara de armazenamento do ar proveniente do pulmão, que será exalado na expiração seguinte.

O fluxo de ar também pode ser determinado pela introdução de pequenas sondas, sensíveis ao fluxo de ar, nas diversas passagens. Estudos com marrecos indicam os padrões de fluxo ilustrados na figura 1.26, que mostra como se dá o fluxo de uma única massa de ar. Durante a inspiração (a), a maior parte do ar flui diretamente para os sacos caudais. Apesar de os sacos cranianos se expandirem durante a inspiração, eles não recebem o ar externo inalado; ao invés disso, eles recebem ar proveniente do pulmão. Na expiração (b), o ar dos sacos caudais flui através do brônquio principal, para o interior do pulmão e não para fora. Na inspiração seguinte (c), o ar do pulmão flui para os sacos cranianos. Finalmente, na segunda expiração (d), o ar dos sacos cranianos flui diretamente para o meio externo. Dois ciclos respiratórios completos são necessários para movimentar uma única massa de gás através do sistema respiratório. Isso não significa que os dois ciclos sejam diferentes: são inteiramente semelhantes, cada massa de gás é seguida por outra similar, em série, no ciclo seguinte.

As características mais notáveis desse exemplo são que o ar sempre flui através do pulmão da direção posterior para a anterior e que o ar é movimentado através do pulmão durante a inspiração e a expiração.

Esse padrão de fluxo tem uma importante consequência para as trocas gasosas entre o ar e o sangue que, em princípio, é semelhante ao fluxo contracorrente

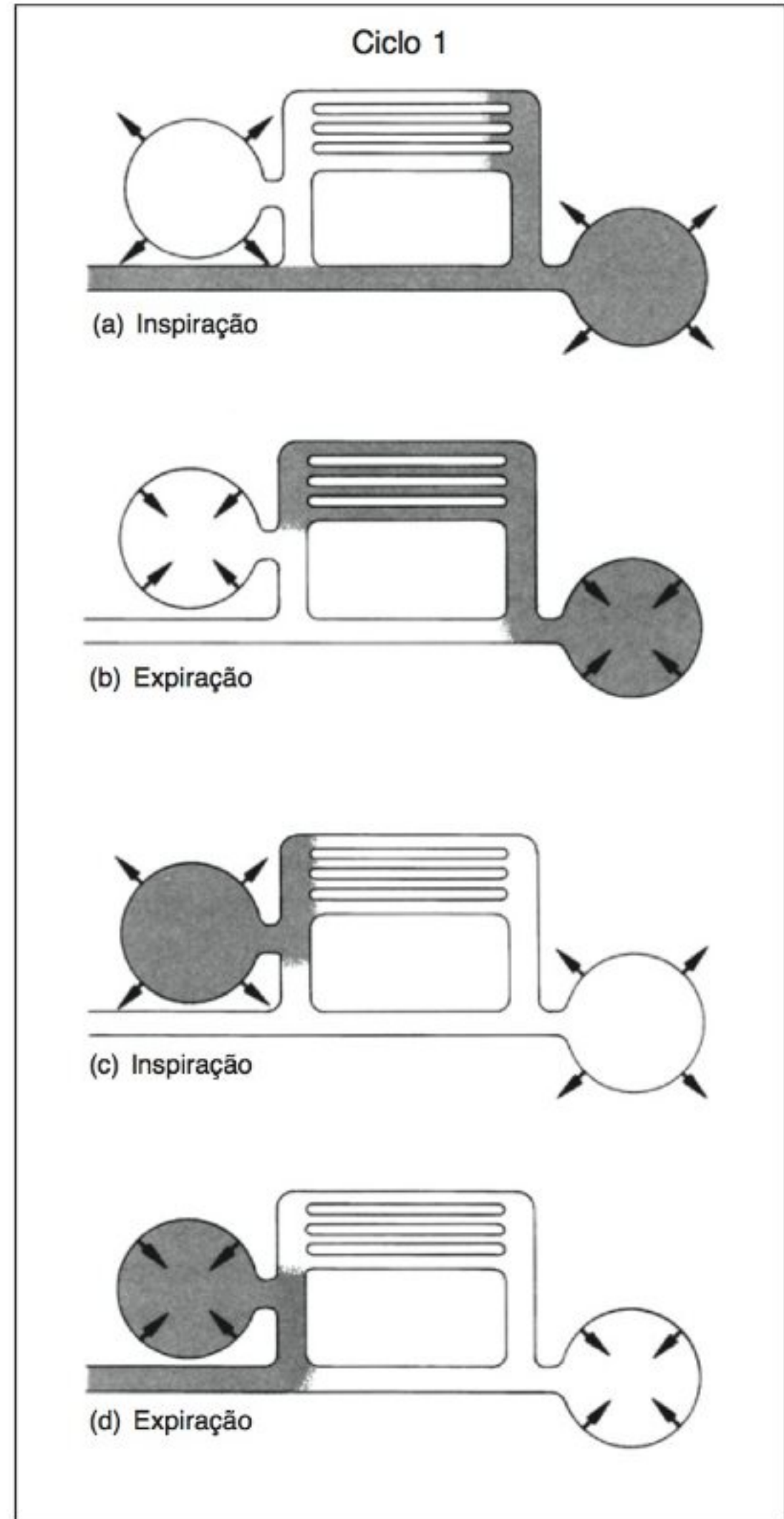


Fig. 1.26 O movimento de um volume unitário de gás inalado através do sistema respiratório das aves. São necessários dois ciclos respiratórios completos para movimentar o gás através de todo o sistema (Bretz e Schmidt-Nielsen, 1972).

observado nas brânquias dos peixes (ver Fig. 1.7). Isso permite que o sangue oxigenado que sai do pulmão tenha uma tensão de oxigênio mais alta que a pressão parcial de oxigênio no ar expirado. Um diagrama alta-

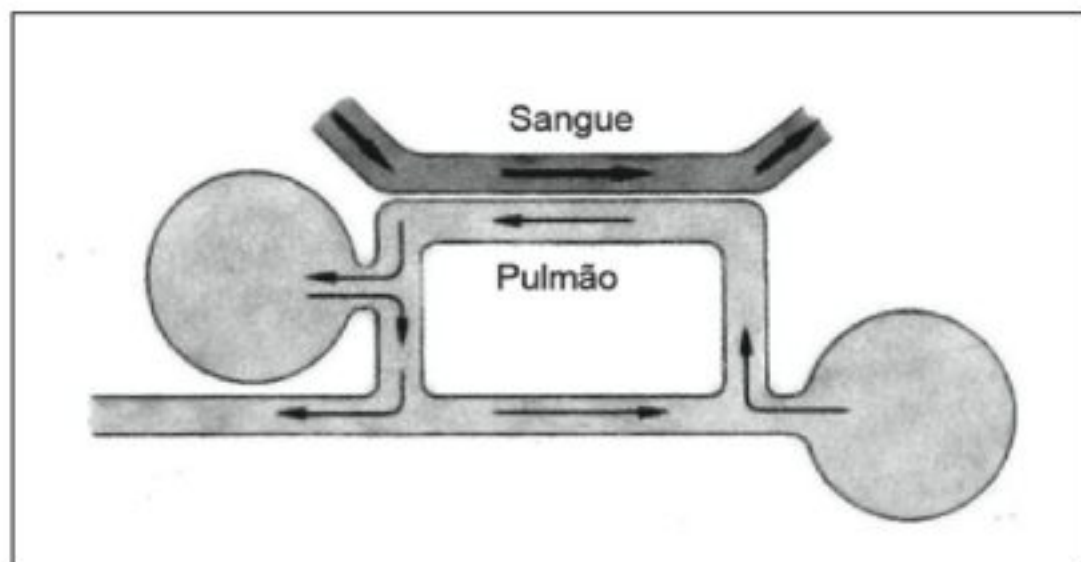


Fig. 1.27 Trocas gasosas no pulmão das aves. Este diagrama altamente simplificado representa o fluxo de sangue e de ar através do pulmão, cada um indicado por uma única corrente, com direções opostas de fluxo. Esse padrão de fluxo permite que o sangue oxigenado deixe o pulmão com a mais alta tensão de oxigênio possível (Schmidt-Nielsen, 1972).

mente simplificado explica isso (Fig. 1.27). O sangue que está para sair do pulmão (lado direito do diagrama) encontra-se em troca com o ar que acabou de entrar, pois este último vem diretamente dos sacos caudais, com uma alta pressão parcial de oxigênio. À medida que o ar flui através do pulmão (para a esquerda no diagrama), ele perde oxigênio e recebe dióxido de carbono. Durante todo o percurso, o ar entra em contato com o sangue a uma baixa tensão de oxigênio e, portanto, fornece mais e mais oxigênio para o sangue. Devido a esse tipo de fluxo, o sangue pode ficar bem saturado de oxigênio, sendo ainda capaz de extrair mais oxigênio do ar pulmonar e liberar mais dióxido de carbono que no caso dos mamíferos.

O fluxo de ar no pulmão das aves não é de fato um sistema de troca contracorrente ideal, mas é muito mais um fluxo do tipo *corrente cruzada* (Fig. 1.28). O resultado, com respeito às tensões do gás arterial, é semelhante àquele acima descrito, apesar de o sistema de corrente cruzada não ser tão efetivo quanto um verdadeiro sistema contracorrente em relação à obtenção do proveito máximo nas trocas gasosas.

Altitude. A efetividade do fluxo de ar unidirecional no pulmão das aves é particularmente importante em grandes altitudes. Em experimentos nos quais camundon-

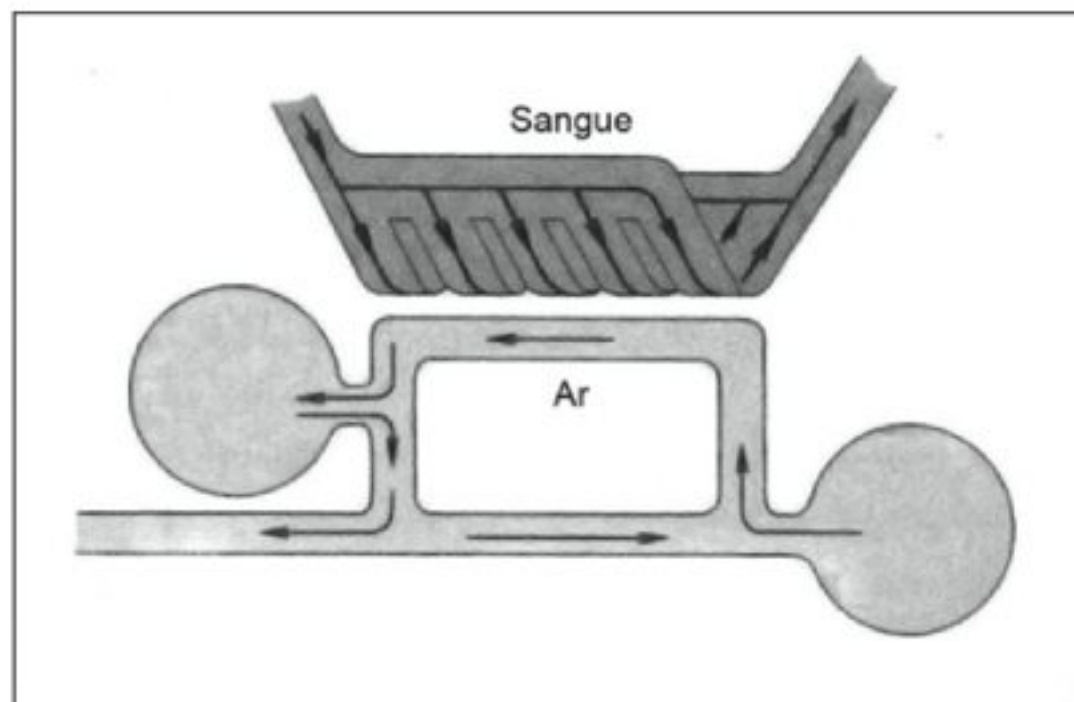


Fig. 1.28 O sangue no pulmão das aves não flui em vasos sangüíneos paralelos, mas numa rede irregular e complexa. O diagrama simplificado abaixo mostra que o sangue que deixa o pulmão é uma mistura de sangue que flui de diferentes partes do pulmão e que tem diferentes graus de oxigenação. Esse padrão pode ser descrito como fluxo de corrente cruzada (Scheid e Piiper, 1972).

gos e pardais foram expostos a uma pressão atmosférica de 350 mmHg, correspondente a 6.100 m de altitude (pouco menos de 0,5 atm), os primeiros ficaram em decúbito ventral e mal conseguiam rastejar, enquanto os pardais eram ainda capazes de voar (Tucker, 1968).

Os camundongos e os pardais têm a mesma massa corpórea, o sangue deles tem a mesma afinidade pelo oxigênio e suas taxas metabólicas são semelhantes. Portanto, a diferença não pode ser explicada em termos de suas taxas de consumo de oxigênio ou da composição química do sangue. O padrão do fluxo pulmonar das aves é a explicação mais plausível, pois permite que o sangue remova oxigênio de um ar que tem uma concentração deste gás mais alta que a encontrada no sistema respiratório dos mamíferos. Além disso, por causa do fluxo unidirecional e contínuo através do pulmão, uma quantidade maior de oxigênio pode ser extraída do ar. Em consonância com esses experimentos encontra-se o fato de que aves na natureza têm sido observadas no alto das montanhas do Himalaia, sobrevoando a altitudes nas quais alpinistas mal conseguem andar sem respirar oxigênio.

O canto do canário. Muitos de nós, ouvindo o canto de um canário macho, já se perguntaram como é possível que um pássaro tão pequeno cante continuamente por

até meio minuto, aparentemente sem fazer nenhuma pausa para respirar. Como esta ave consegue produzir cantos tão extensos, tendo em vista a capacidade limitada de seu sistema respiratório?

Seria possível o pássaro produzir o seu canto não apenas durante a expiração, como normalmente acreditamos, mas também durante a inspiração? Isto explicaria a aparente continuidade do canto. Ou o canto é na realidade descontínuo, interrompido por períodos de inalação tão curtos que nós não os identificamos normalmente como pausas?

A resposta é que o canto do canário é sempre produzido durante o fluxo do ar expiratório na traquéia. Ele consiste de notas ou sílabas simples, repetidas em alta velocidade, cada uma delas durante 11 a 280 milissegundos. Entre estas sílabas ou notas existem breves intervalos silenciosos, que duram de 20 a 35 ms, durante os quais ocorre a inspiração. Em outras palavras, o canto do canário não é contínuo, e sim consiste de uma série extensa de sílabas, com pausas tão curtas que não as percebemos (Hartley e Suthers, 1989).

A RESPIRAÇÃO NOS OVOS

O problema de suprir oxigênio ao embrião e pintinho, à medida que crescem, no interior da casca rígida de um ovo de ave, forma um capítulo interessante na fisiologia da respiração. A maior parte dos trabalhos nesse campo tem se preocupado com os ovos de galinha, mas os princípios gerais se aplicam a todos os ovos de aves, exceto por diferenças que resultam de enormes disparidades de tamanho. Os menores ovos, aqueles de beija-flores, podem pesar menos de 0,3 g; os de avestruz pesam mais de 1 kg. O maior ovo de ave conhecido é o do extinto *Aepyornis*, com aproximadamente 10 kg. Há, portanto, uma diferença de mais de 30.000 vezes no peso entre o maior e o menor ovo de ave.

O ovo recém posto é um microcosmo que contém tudo que é necessário para produzir um pintinho vivo, com uma exceção – oxigênio. Portanto, a casca deve ser permeável ao oxigênio e, conseqüentemente, também a outros gases. Portanto, vapor de água e dióxido de carbono são liberados durante a incubação.

Todas as alterações que ocorrem no ovo da galinha durante a incubação são apresentadas na figura 1.29. Inicialmente, o ovo pesa 60 g e, durante os 21 dias de

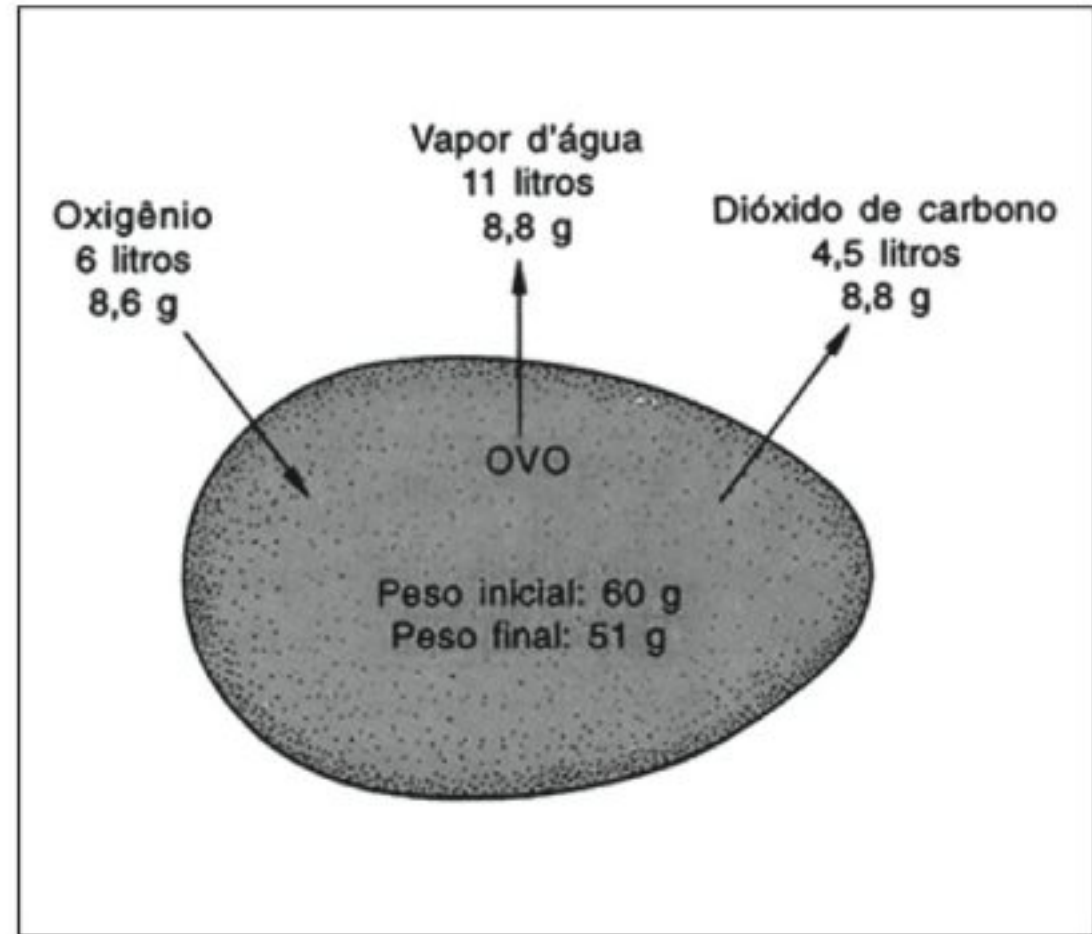


Fig. 1.29 Durante o período de 21 dias de incubação, um ovo de galinha de 60 g consome oxigênio enquanto perde dióxido de carbono e água. Ao final da incubação, antes da eclosão, o ovo pesa 51 g.

incubação, remove 6 litros de oxigênio. Ao mesmo tempo, perde 4,5 litros de dióxido de carbono. Como a densidade do dióxido de carbono é maior, o peso dos dois gases é quase idêntico. Contudo, como a casca é permeável, um pouco de água evapora. A quantidade é de 11 litros de vapor de água, pesando 8,8 g ou 14,7% do peso inicial do ovo. Imediatamente antes da eclosão, o ovo que pesava 60 g passou a pesar 51 g, sendo quase toda a perda decorrente da evaporação da água. O pintinho recém saído da casca pesa 39 g, sendo os restantes 12 g casca e algumas membranas.

A casca de um ovo consiste de uma camada externa rígida de carbonato de cálcio, que no lado interno possui duas membranas moles, chamadas de membranas externa e interna da casca. A casca rígida é muito menos permeável aos gases que as suas membranas. No início, quando o ovo é posto, a permeabilidade da casca com suas membranas é baixa, mas aumenta diversas vezes durante os primeiros dias após a postura. Esse aumento está correlacionado com um declínio no conteúdo de água das membranas e, a partir daí, a maior parte da resistência à difusão é conseqüência da casca rígida (Kutchai e Steen, 1971).

Na extremidade romba do ovo há uma *câmara de ar*, que fica entre as membranas interna e externa da casca. Esse espaço de ar aumenta de tamanho durante a

incubação porque a água é perdida pelo ovo por evaporação.

A casca rígida de um ovo típico de galinha possui cerca de 10.000 poros. Como a área de superfície do ovo é de aproximadamente 70 cm², há uma média de 1,5 poros por milímetro quadrado de casca. O diâmetro dos poros é de aproximadamente 0,017 mm, de modo que a área total dos poros é de 2,3 mm². Todas as trocas gasosas entre o embrião e a atmosfera circundante devem ocorrer através desses poros.

O consumo de oxigênio e a produção de dióxido de carbono aumenta durante todo o período de incubação, que dura aproximadamente 21 dias. Como as características de difusão da casca do ovo, durante a última parte da incubação, permanecem constantes, ou quase, deve haver um aumento progressivo do gradiente dos gases entre o ar ambiente e o embrião. Os gradientes mais exagerados são produzidos por uma queda progressiva da pressão parcial do oxigênio dentro do ovo e um aumento concomitante do dióxido de carbono durante a incubação (Fig. 1.30).

Durante o último dia de incubação, rapidamente ocorrem modificações. Aproximadamente 28 horas antes do rompimento da casca, o pintinho perfura a membrana da câmara de ar, há o início da respiração pulmonar e ele respira novamente o gás contido no espaço de ar (que, devido à evaporação, aumenta seu volume em aproximadamente 10 cm³). Cerca de 12 horas depois, o pintinho começa a quebrar a casca, estágio conhecido como *pipping*, e a principal barreira às trocas gasosas é neste momento anulada. Durante as horas seguintes, enquanto o pintinho se esforça para sair completamente da casca, a respiração pulmonar assume toda a tarefa das trocas gasosas.

A uma altitude elevada, onde a pressão de oxigênio é reduzida, o suprimento deste gás para o embrião é muito prejudicado. Esse problema foi estudado em uma colônia de legornes brancas mantidas durante vários anos na White Mountain Research Station, na Califórnia, a 3.800 m de altitude (pressão barométrica = 480 mmHg, ou 64 kPa). Quando a colônia foi iniciada, apenas 16% dos ovos fertilizados chocaram, comparados com os 90% habituais no nível do mar. Com o estabelecimento da colônia, a porcentagem de ovos chocados aumentou gradualmente e, depois de oito gerações, alcançou 60%.

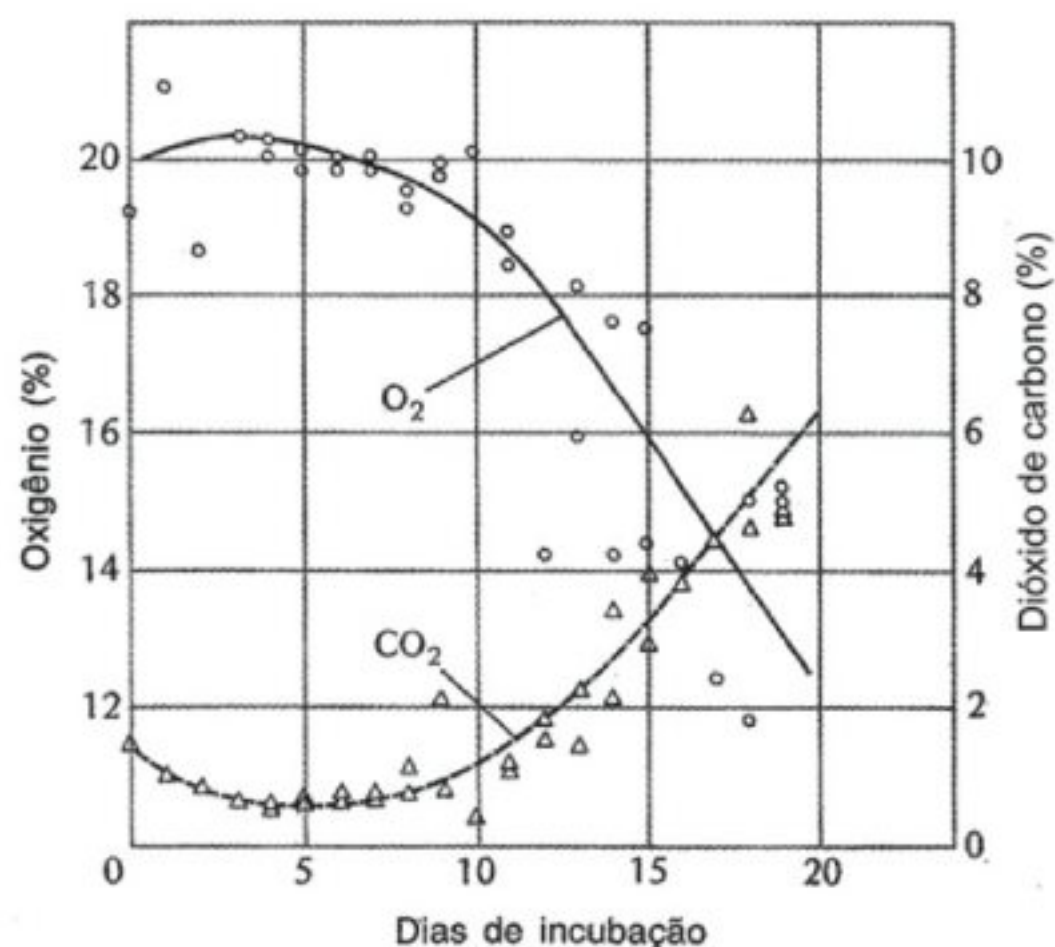


Fig. 1.30 À medida que a incubação de um ovo de galinha progride, a concentração de oxigênio na câmara de ar diminui gradualmente, com um aumento correspondente do dióxido de carbono (Romijn e Roos, 1938).

Uma das consequências de uma pressão de ar reduzida é o aumento do coeficiente de difusão dos gases. A 3.800 m, o aumento é ligeiramente maior que uma vez e meia, um valor benéfico para a liberação de oxigênio para o embrião. Contudo, um coeficiente de difusão mais elevado a uma pressão atmosférica baixa também se aplica ao vapor de água, o que aumenta o perigo de dessecação.

Ovos postos a uma altitude elevada são pequenos e o período de incubação é mais longo que no nível do mar. A área dos poros por unidade de superfície da casca é diminuída, apesar de a espessura da casca não ser modificada. A redução da área dos poros em combinação com o aumento do coeficiente de difusão dos gases resulta em uma condutância gasosa total que é similar tanto no nível do mar como a uma altitude elevada. Pode-se, portanto, verificar que a redução da área total dos poros de um ovo posto a uma altitude elevada é uma adaptação necessária, pois caso contrário a perda de água seria excessiva (Wangensteen e col., 1974).

Os ovos de pássaros que são nativos de altitudes elevadas apresentam características de difusão semelhantes? Um estudo de seis espécies que se reproduzem em altitudes acima de 2.800 m revela que a condutância gasosa dos ovos é significativamente reduzida quando

comparada com a de espécies semelhantes que se reproduzem em altitudes mais baixas. Dessa forma, uma menor condutância da casca do ovo compensa as taxas elevadas de difusão e, conseqüentemente, a perda de água (Carey, 1980).

Contudo, a uma altitude muito elevada, deve haver um ajuste entre a redução da perda de água e a manutenção do suprimento de oxigênio necessário ao embrião (Monge C. e col., 1988).

Um grupo de pássaros põe ovos de modo diferente do padrão usual. Os pássaros construtores da Austrália, conhecidos como galo do eucalipto e peru-escova, põem seus ovos em montes imensos de vegetação *fermentante*. Eles cuidam muito bem dos montes, expondo e rearranjando os ovos a fim de mantê-los a uma temperatura constante de cerca de 37° C. Os ovos se rompem depois de quase dois meses, quando então os filhotes abrem passagem para o meio externo.

A atmosfera no interior dos ninhos é saturada de vapor de água e, portanto, os ovos não perdem água durante a incubação. Contudo, por causa da fermentação, a fração de oxigênio é inferior a 14% e o CO₂ pode chegar a 9%. Para permitir a entrada de oxigênio suficiente, os ovos têm cascas finas e uma grande quantidade de poros, mas isso é irrelevante no tocante à perda de água, pois o ar nos ninhos é saturado (Seymour e col., 1986).

As informações acerca desses pássaros permitiram que fossem feitas algumas considerações sobre os hábitos de fazer ninhos dos dinossauros. Fragmentos de ovos de dinossauro encontrados no sul da França eram mais finos e tinham uma porosidade maior que a dos ovos de aves do mesmo tamanho, sendo que a condutância gasosa deles era 8 a 24 vezes maior que a dos ovos de aves. Essa semelhança com o joão-de-barro sugere que os ovos de dinossauro eram incubados sob condições semelhantes de umidade elevada, provavelmente sob o solo. Tal conclusão fundamenta-se no que se sabe sobre os ovos dos répteis vivos. Aqueles que depositam ovos de casca rígida em locais de alta umidade apresentam ovos com uma condutância que é várias vezes maior que a dos ovos das aves (Williams e col., 1984).

Ovos dos répteis

Os ovos dos répteis são muito mais variáveis que os das aves. A estrutura dos mesmos pode variar, desde

os que apresentam cascas finas, elásticas, parecidas com membranas, até aqueles com cascas rígidas, calcárias, mais parecidas com as dos ovos das aves. Essas diferenças estão relacionadas com o habitat e especialmente com as condições de umidade sob as quais os ovos são postos.

Os ovos dos répteis podem ser distribuídos em três grandes categorias. As cascas dos ovos da maioria dos lagartos e de todas as cobras são relativamente finas e altamente elásticas. Tais ovos são normalmente depositados em um ambiente relativamente seco e, se o meio for úmido, tendem a reter água e a aumentar de tamanho. Esses ovos são muito sensíveis à umidade característica do ambiente e a capacidade de ruptura da casca depende de condições adequadas.

Em contraste, as tartarugas possuem ovos com cascas um tanto flexíveis com uma camada calcária bem definida. São relativamente independentes das condições de umidade, as quais não afetam de forma excessiva a capacidade de ruptura da casca.

Os ovos de todos os crocodilianos, algumas tartarugas e alguns poucos lagartos são duros e rígidos. Estes ovos, portanto, não incharão excessivamente em ambientes úmidos, tais como os ninhos utilizados por jacarés e crocodilos (Packard e col., 1982).

As tartarugas marinhas passam quase toda a vida no mar. Depois que entram no mar como filhotes, apenas as fêmeas saíam novamente, e apenas durante um breve tempo, para depositar os ovos em ninhos nas praias arenosas tropicais. Uma tartaruga fêmea põe cerca de 100 ovos numa câmara cuidadosamente escavada acima do limite da maré alta, cerca de 0,5 m abaixo da superfície da areia. Os ovos moles e coriáceos são redondos como bolas de pingue-pongue. Depois de um período de incubação de 60 dias, os ovos se rompem simultaneamente e os filhotes abrem caminho, de forma coletiva, para a superfície da praia e se dirigem para a água.

A casca mole do ovo das tartarugas é muito mais permeável aos gases que a casca do ovo das aves. Pouco importa a perda de água, pois a atmosfera no interior do ninho da tartaruga é saturada de água e uma alta permeabilidade aos gases é vantajosa para o suprimento de oxigênio e a perda de dióxido de carbono.

Qual é o suprimento de oxigênio no ninho da tartaruga quando 100 ovos consomem simultaneamente oxigênio e liberam dióxido de carbono? Baseado em deter-

minações da taxa metabólica de ovos próximos do rompimento, a demanda metabólica de oxigênio de uma média de 100 ovos é ao redor de 300 a 600 cm³ de oxigênio por hora. Como resultado, a concentração de oxigênio no interior do ninho diminui, estabelecendo um gradiente entre os gases no interior do ninho e na atmosfera acima da superfície da praia. Durante o período de 60 dias de incubação, a PO_2 no ninho diminui de forma gradual, de aproximadamente 150 mmHg até atingir entre 80 e 100 mmHg (de 20 para cerca de 11 ou 13 kPa), e ao mesmo tempo a PCO_2 aumenta para 40 a 60 mmHg (5 para 8 kPa).

As características de difusão dos gases através da areia úmida (mas não molhada) são suficientes para suprir o ninho de oxigênio na taxa em que este é consumido pela ninhada de ovos. Os espaços entre os ovos não são preenchidos com areia e, como a difusão na fase gasosa é rápida, os ovos no centro também são adequadamente supridos de oxigênio. De fato, a ninhada de 100 ovos troca gases respiratórios de uma forma bastante semelhante àquela do ovo das aves, em que a resistência à difusão é decorrente da casca rígida. Para o ninho de tartaruga, a resistência à difusão é causada pela areia, e o ambiente respiratório para os ovos está sempre saturado de vapor de água. Portanto, uma casca de ovo altamente permeável não é uma deficiência, mas uma necessidade.

As características do ninho na praia são muito importantes para as trocas gasosas e, provavelmente, para o rompimento bem-sucedido da casca dos ovos da tartaruga marinha. A semelhança entre toda a ninhada de ovos da tartaruga marinha e um único ovo de ave é surpreendente. As características físicas da praia e da câmara do ninho ditam as trocas gasosas e assumem um papel importante na explicação do porquê de todas as espécies de tartarugas marinhas botarem cerca de 100 ovos em ninhos semelhantes e cuidadosamente construídos (Prange e Ackerman, 1974; Ackerman, 1980).

A RESPIRAÇÃO DOS INSETOS

A vida terrestre cria um conflito contínuo entre a demanda de oxigênio e a necessidade de água. As condições que favorecem a entrada de oxigênio também favorecem a perda de água. Os insetos, os animais ter-

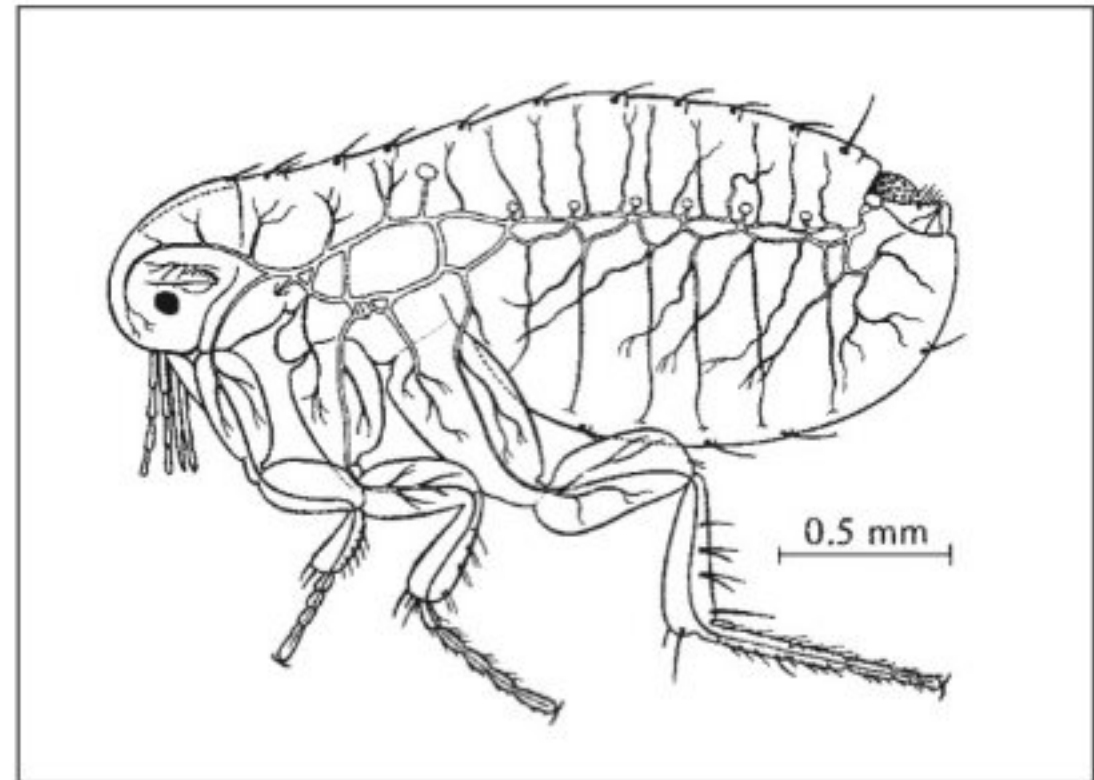


Fig. 1.31 O sistema traqueal dos insetos consiste de pequenos tubos preenchidos com ar, as *traquéias*, que transportam gases respiratórios para todas as partes do corpo. O desenho apenas mostra as principais ramificações do sistema traqueal de uma pulga. As aberturas para o exterior, os *espiráculos*, são indicadas pela fileira de pequenos círculos ao longo da porção lateral do corpo (Wigglesworth, 1972).

restres de maior êxito, têm uma cutícula rígida, que é altamente impermeável aos gases e cuja camada de cera a torna virtualmente impermeável à água. As trocas gasosas ocorrem por meio de um sistema de tubos internos repletos de ar, as *traquéias*, que se comunicam com o exterior por aberturas denominadas *espiráculos* (Fig. 1.31). Os espiráculos, normalmente, têm um mecanismo de fechamento que permite um controle acurado das trocas entre o ar no sistema traqueal e a atmosfera.

As traquéias se dividem, ramificam-se e estendem-se para todas as partes do corpo. As ramificações mais finas, as *traquéolas*, de cerca de 0,5 μm ou menos de diâmetro, podem até se estender para o interior de células individuais, tais como as fibras musculares. As traquéolas não podem ser menores porque a difusão é impedida quando o seu tamanho se aproxima do trajeto livre médio das moléculas no ar (a distância média que uma molécula percorre antes de colidir com outra).

Uma questão é por que a ação capilar não faz com que estes vasos finíssimos fiquem repletos de líquido. A força capilar depende do ângulo do contato entre o líquido e a parede, e como o interior das traquéolas dos insetos é coberto por uma substância à base de cera e impermeável, o ângulo de contato excederá 90 graus. Portanto, ao invés do líquido ser puxado para dentro,

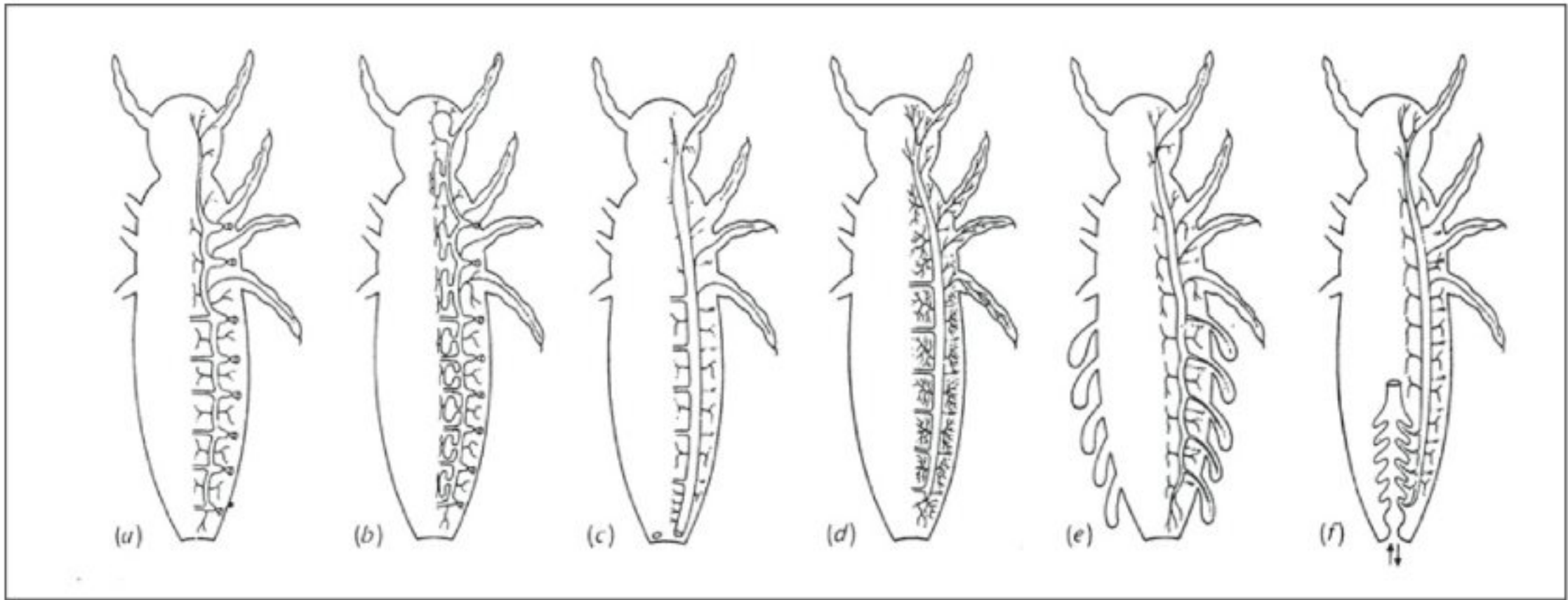


Fig. 1.32 O padrão básico do sistema traqueal dos insetos (a) pode ser modificado, assumindo uma variedade de outros padrões (b-f). Para maiores detalhes, ver texto (Wigglesworth, 1972).

ele é na realidade forçado para fora dos tubos (Denny, 1993).

O sistema traqueal conduz o oxigênio diretamente para os tecidos e o dióxido de carbono em direção oposta. Isso torna a respiração dos insetos independente de um sistema circulatório. O sangue dos insetos não desempenha um papel direto no transporte de oxigênio, ao contrário do que acontece nos vertebrados. A comparação com os vertebrados não é de forma alguma irrelevante, pois as taxas de consumo de oxigênio de uma grande mariposa e um beija-flor durante o voo são semelhantes; no entanto, os mecanismos de suprimento de oxigênio diferem radicalmente.

Não se pode concluir que o sistema circulatório nos insetos não seja importante; ele possui muitas outras funções. Um papel é óbvio: durante o voo, os músculos desenvolvem uma alta potência e, enquanto o oxigênio é provido pelo sistema traqueal, o combustível deve ser suprido pelo sangue.

O sistema traqueal

Os sistemas traqueais são apropriados principalmente para a respiração no ar e devem ter evoluído no meio aéreo. Os insetos que secundariamente se tornaram aquáticos, em princípio, mantiveram a respiração aérea, mas seus sistemas traqueais apresentam muitas modificações interessantes que os tornam adequados para as trocas gasosas na água.

A maioria dos sistemas traqueais apresenta variações a partir de um padrão básico no qual existem caracteristicamente 12 pares de espiráculos, 3 pares no tórax e 9 no abdome. Frequentemente, existem menos espiráculos, e em alguns casos podem estar ausentes. Algumas das possíveis variações são mostradas na figura 1.32.

Num padrão típico, as traquéias maiores conectam-se de tal modo que o sistema consiste de tubos que se interligam (Fig. 1.32a). Esse padrão é comumente modificado pela adição de porções expandidas das traquéias, ou sacos aéreos, que são compressíveis (b). O volume desses sacos pode ser alterado pelos movimentos corpóreos, causando desta maneira o bombeamento do ar para dentro e para fora do sistema traqueal. Isso é importante, pois em insetos grandes e muito ativos, apenas a difusão não é suficiente para estabelecer as trocas gasosas. As traquéias contêm anéis espiralados internos e são um tanto incompressíveis; os grandes sacos aéreos são, portanto, necessários para a ventilação. A abertura e o fechamento dos espiráculos, em sincronia com os movimentos respiratórios, porém defasados entre si, permitem que uma corrente unidirecional de ar seja obtida ao longo dos troncos traqueais maiores.

Uma modificação característica de muitos insetos aquáticos é mostrada na figura 1.32c. A maioria dos espiráculos não é funcional e apenas os dois últimos

abrem-se para o meio externo. Eles estão localizados de tal modo que o inseto, ao penetrar na superfície da água com a extremidade do abdome, pode fazer contato com a atmosfera e realizar as trocas gasosas, por difusão ou, mais efetivamente, por meio dos movimentos respiratórios.

O sistema traqueal pode ser completamente fechado, sem qualquer abertura para a superfície, embora seja preenchido com ar (Fig. 1.32d). Nesse caso, as trocas gasosas devem ocorrer inteiramente por difusão, através da cutícula. Muitos insetos aquáticos pequenos conseguem realizar suas trocas gasosas dessa forma; a cutícula desses insetos é relativamente fina e eles conseguem permanecer submersos sem necessidade de fazer contato com a atmosfera. No entanto, o sistema traqueal é necessário para o transporte de gases no interior do animal, já que a difusão através dos tecidos seria muito lenta. Como foi discutido anteriormente, a difusão de oxigênio no ar é de cerca de 300.000 vezes mais rápida que na água; isso indica claramente a vantagem de um sistema traqueal no transporte de gases quando a circulação de sangue não é adequada para essa finalidade.

Um outro desenvolvimento, também baseado no mesmo tema, é representado por um inseto aquático (Fig. 1.32e). O sistema traqueal fechado estende-se para o interior de apêndices abdominais ou “brânquias”, que, com uma superfície relativamente grande e cutícula fina, permitem uma efetiva troca gasosa entre a água e o ar no sistema traqueal. Tais brânquias traqueais são encontradas, por exemplo, nas larvas de efemérides (*Ephemeroptera*).

Uma outra variação é apresentada na figura 1.32f. As brânquias traqueais estão localizadas dentro da luz do reto e a ventilação se dá com o movimento da água para dentro e para fora dele. Esse sistema é encontrado em algumas larvas de libélula. Estas larvas também conseguem usar a água no reto para locomoção ao expeli-la rapidamente, movendo-se por propulsão a jato como a lula e o polvo.

Difusão e ventilação

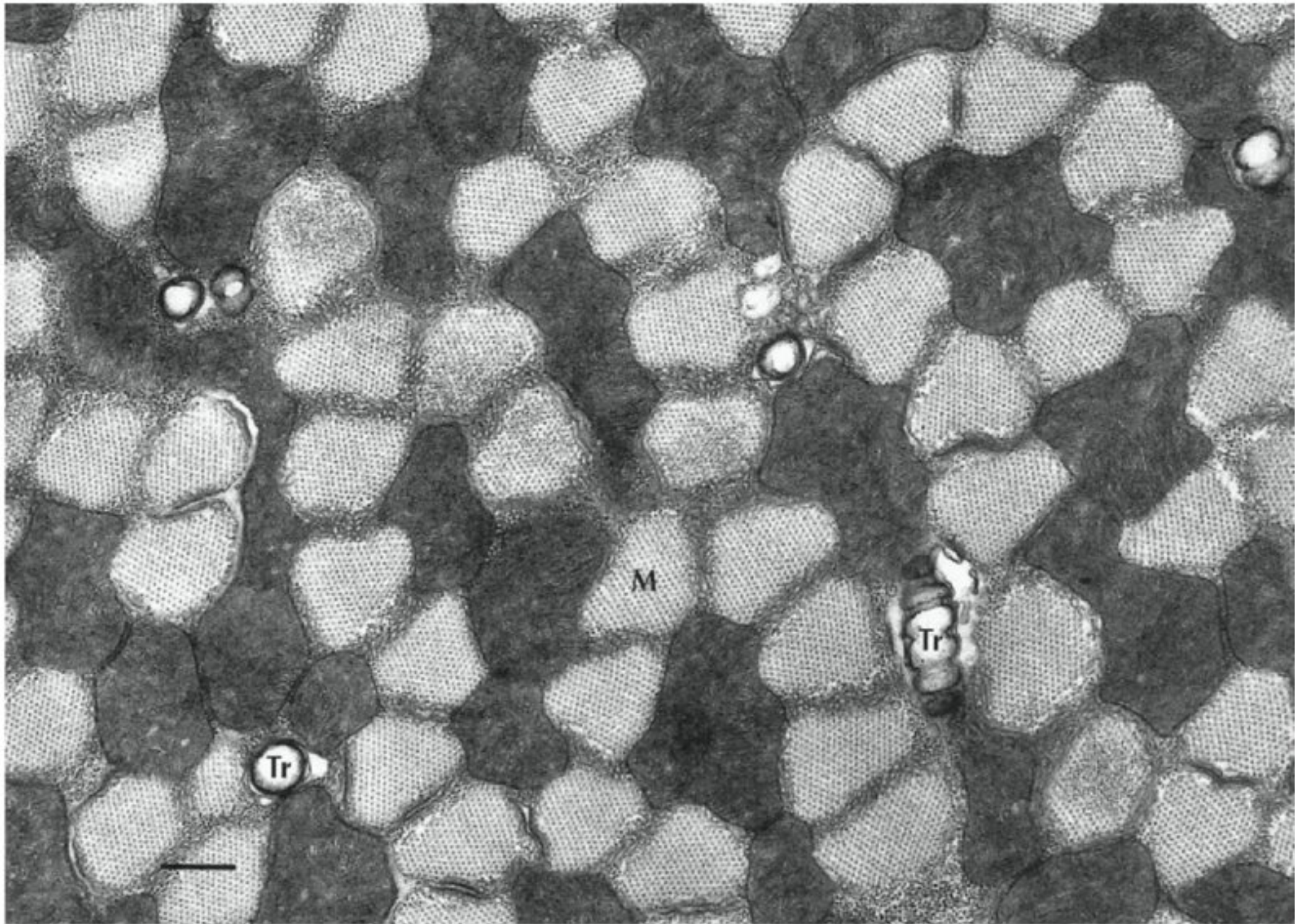
A difusão isolada é suficiente para as trocas gasosas no sistema traqueal de muitos insetos pequenos e de insetos grandes relativamente inativos. Como exemplo, será usada uma larva de grande porte do gênero *Cossus* (traça), que foi estudada por Krogh (1920). Essa larva pesa cerca de 3,4 g e tem 60 mm de comprimento. Exis-

tem nove pares de espiráculos ao longo do corpo, e medidas minuciosas das traquéias revelaram que a área de secção transversal total de todas as traquéias combinadas foi de 6,7 mm². O comprimento médio do sistema traqueal foi de 6 mm. Curiosamente, à medida que as traquéias se dividem e se subdividem, a área de secção transversal total do sistema continua constante, não sendo muito modificada à medida que a distância, a partir dos espiráculos, aumenta.

Portanto, a difusão ao longo de todo o sistema traqueal pode ser representada por um único tubo cilíndrico, cuja secção transversal tem uma área de 6,7 mm² e cujo comprimento é 6 mm. O oxigênio consumido pelo animal, 0,3 $\mu\text{l O}_2 \text{ s}^{-1}$, difunde-se ao longo de um tubo com essas dimensões se a diferença de pressão parcial entre as duas extremidades for de 11 mmHg (1,5 kPa). Isso significa que, com uma pressão de oxigênio na atmosfera de 155 mmHg (20,7 kPa), os tecidos poderiam ainda ter uma tensão de oxigênio de 144 mmHg (19,2 kPa). Evidentemente, para a larva de *Cossus*, um suprimento adequado de oxigênio é assegurado apenas pela difusão, mesmo se a taxa metabólica durante a atividade tiver de ser aumentada diversas vezes.

Intuitivamente, pode parecer que a difusão ao longo de 6 mm de ar seja lenta, mas, como a difusão de oxigênio no ar é 300.000 vezes mais rápida que na água, a difusão ao longo de 6 mm de ar é tão rápida quanto a difusão através de uma camada de água de 0,02 μm . Por esse motivo, a maior barreira ao oxigênio para atingir os tecidos provavelmente está entre as ramificações mais finas das traquéolas e das células. Em tecidos muito ativos, tais como os músculos de voo dos insetos, micrografias eletrônicas revelam que as traquéolas estão a uma distância de 0,07 μm de uma mitocôndria.

Considerações quantitativas do sistema traqueal ramificado fornecem informações acerca de um outro aspecto das trocas gasosas. Quando as traquéias se dividem e se subdividem, a área total da parede do sistema aumenta. Na larva de *Cossus*, as maiores traquéias têm cerca de 0,6 mm de diâmetro e as traquéolas mais finas 0,001 mm. A área de secção transversal total dos tubos permanece constante e a área da parede das traquéolas, portanto, aumenta 600 vezes em relação a um comprimento igual das traquéias maiores. Assim, a redução apenas no diâmetro aumenta a área de superfície da parede em 600 vezes. Isso de imediato revela que praticamente toda a área disponível para as trocas ga-



TRAQUÉOLAS DOS INSETOS Traquéolas no músculo timbal de uma cigarra (*Tibicen sp.*). As traquéolas (Tr) encontram-se seccionadas transversalmente, exceto uma que foi seccionada tangencialmente, mostrando a parede com espiráculos. O diâmetro dessas traquéolas é de aproximadamente $0,5\ \mu\text{m}$. A distância entre as duas traquéolas assinaladas é de aproximadamente $6,5\ \mu\text{m}$ (ou seja, aproximadamente o diâmetro de um glóbulo vermelho humano). As áreas claras (M) são fibras musculares seccionadas transversalmente; as áreas escuras são mitocôndrias. O traço na parte inferior esquerda representa $1\ \mu\text{m}$. (Cortesia de David S. Smith, Universidade de Miami.)

sos encontra-se nas ramificações mais finas. Como a espessura da parede das traquéolas é menor que um décimo da espessura da parede das grandes traquéias, fica evidente que a difusão através das paredes das ramificações maiores deve ser insignificante.

Os espiráculos

As aberturas do sistema traqueal, para o exterior, os espiráculos, são estruturas altamente complexas que podem ser abertas ou fechadas para permitir uma quantidade variável de trocas gasosas. O controle acurado dos espiráculos ajuda a impedir a perda de água.

Os espiráculos se abrem mais freqüente e ampla-

mente a temperaturas altas e quando há um aumento da atividade, de acordo com a maior demanda de oxigênio. Todos os espiráculos não se abrem necessariamente ao mesmo tempo; eles estão sob o controle do sistema nervoso central e a abertura e o fechamento defasados permitem o controle do fluxo de ar pelo sistema traqueal.

A ventilação do sistema traqueal, e especialmente a função dos espiráculos, é influenciada pelo dióxido de carbono e pela falta de oxigênio. O dióxido de carbono parece ser o principal estímulo para a abertura dos espiráculos. Se uma corrente diminuta de dióxido de carbono for direcionada para um espiráculo, apenas

este se abrirá; isso demonstra que um único espiráculo pode responder de forma independente. A concentração necessária de dióxido de carbono é muito pequena; na barata, por exemplo, 1% de dióxido de carbono no ar tem um efeito perceptível; 2% mantêm os espiráculos abertos; e 3% fazem com que eles se mantenham amplamente abertos.

O efeito da abertura dos espiráculos na perda de água é considerável. Para um tenebrionídeo, que passa toda a vida no ambiente seco da farinha, o controle dos espiráculos é muito importante. Se os espiráculos forem forçados a permanecer abertos, pela adição de dióxido de carbono ao ar, a perda de água imediatamente aumentará diversas vezes (Fig. 1.33).

O dióxido de carbono não é o único agente que controla os espiráculos; eles também podem ser forçados a se abrir na presença de nitrogênio puro (ou seja, a deficiência de oxigênio é também um estímulo). Isso poderia ser interpretado como um efeito do dióxido de carbono, pois, quando há falta de oxigênio, freqüentemente existe acúmulo de metabólitos ácidos (p. ex., ácido lático), e os ácidos aumentam a tensão de dióxido de carbono. O efeito anóxico, portanto, poderia ser um efeito indireto do dióxido de carbono. Contudo, mesmo uma deficiência moderada de oxigênio estimula a respiração e é mais provável que o oxigênio tenha um efeito direto.

Ventilação

As traquéias são relativamente rígidas e não se colapsam facilmente, porém, as dobras em espiral da parede permitem um encurtamento do tipo acordeão. Isso pode servir para reduzir o volume o suficiente para contribuir para a ventilação ativa do sistema. As traquéias ovais ou achatadas na secção transversal são mais compressíveis. Contudo, a ventilação efetiva depende de dilatações de paredes finas, ou sacos aéreos, que estão conectados com as traquéias maiores, pois, quando esses sacos são comprimidos, um grande volume de ar pode ser expelido. A expiração é normalmente a fase ativa e a inspiração, a passiva.

Em muitos insetos, os principais movimentos respiratórios são realizados pelo abdome. Durante o voo, variações sincrônicas de pressão e movimentos podem aumentar a ventilação; mesmo a cabeça pode ser ventilada ativamente devido à transmissão da pressão sanguínea. O volume ventilatório pode ser muito grande.

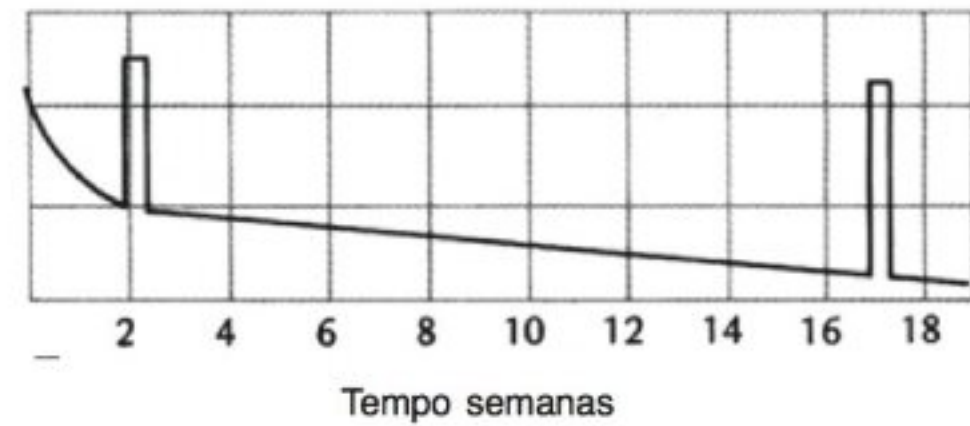


Fig. 1.33 Perda de água de um tenebrionídeo mantido em ar seco. Durante os períodos em que os espiráculos foram forçados a ficar abertos, com a adição de dióxido de carbono no ar, a perda de água aumentou várias vezes (Mellanby, 1934).

Um terço ou a metade da capacidade total do sistema pode ser expelido numa única expiração, resultando em uma renovação de cerca da metade do volume do sistema respiratório. Isso é muito maior que num mamífero em repouso, no qual a renovação a partir de uma única respiração é de aproximadamente um décimo do ar contido no sistema. Em exercício, a renovação máxima num mamífero é próxima de dois terços do volume total do sistema respiratório.

Os movimentos respiratórios são sincronizados com a abertura e o fechamento dos espiráculos e são também controlados pela falta de oxigênio ou excesso de dióxido de carbono. O excesso de oxigênio pode causar completa parada dos movimentos respiratórios. Como concentrações altas de oxigênio não devem influenciar a produção de dióxido de carbono, é provável que o sistema nervoso seja diretamente afetado.

Os movimentos respiratórios são controlados por centros no cordão nervoso ventral segmentado e segmentos isolados podem realizar movimentos respiratórios. A coordenação entre os segmentos é realizada por centros superiores localizados no protórax. A cabeça, aparentemente, não está envolvida. Os insetos, em geral, têm menos centros superiores na cabeça e a decapitação tem pouco efeito na respiração assim como em muitas outras funções.

Respiração nos insetos aquáticos

Os insetos que vivem na água evoluíram a partir de formas terrestres e mantiveram muitas características de seus ancestrais. Quase todos são de água doce; mui-

to poucos vivem em água salobra e praticamente nenhum inseto é verdadeiramente marinho.

Alguns insetos aquáticos mantiveram a respiração aérea através dos espiráculos. Esses são, em geral, reduzidos em número e estão localizados na extremidade posterior do corpo, que está em contato com a atmosfera. As aberturas dos espiráculos são hidrofóbicas e freqüentemente rodeadas de pêlos hidrofóbicos. A superfície da água é, portanto, facilmente transposta e o contato com o ar é estabelecido.

Os pequenos insetos (p. ex., as larvas de mosquito) dependem das trocas por difusão entre a atmosfera e o sistema traqueal, mas as larvas maiores utilizam os movimentos respiratórios para auxiliar na reposição do ar traqueal. As traquéias são freqüentemente grandes e volumosas, de modo que possam conter ar suficiente, servindo como um reservatório de oxigênio e permitindo a submersão durante longos períodos. Entretanto, existem limites estritos para esse tipo de solução, pois um aumento ilimitado das reservas de ar resulta numa flutuação muito grande, tornando o inseto incapaz de submergir.

Reservas externas de oxigênio

Muitos insetos transportam ar do lado externo do corpo e os espiráculos se abrem para o interior dessa massa de ar. O ar fica retido por meio de superfícies impermeáveis, freqüentemente auxiliadas por pêlos hidrofóbicos. O besouro adulto do gênero *Dytiscus* tem um grande espaço de ar sob as asas; quando o besouro entra em contato com a superfície da água, o espaço de ar é ventilado e na submersão serve como um reservatório de ar no qual os espiráculos se abrem.

Um modo semelhante é utilizado pelo inseto aquático *Notonecta*, que carrega ar na superfície ventral do abdome. Uma grande bolha de ar proporciona ao inseto uma flutuabilidade positiva, de modo que ele deve nadar vigorosamente para submergir, precisando agarrar-se à vegetação ou a objetos sólidos a fim de permanecer submerso.

Um experimento simples pode demonstrar que o ar transportado pelo *Notonecta* tem função respiratória e não está relacionado a problemas de flutuabilidade. Se o *Notonecta* for mantido submerso em água que entrou em equilíbrio com nitrogênio puro ao invés de ar puro, ele viverá apenas 5 minutos. Se ele for submerso em

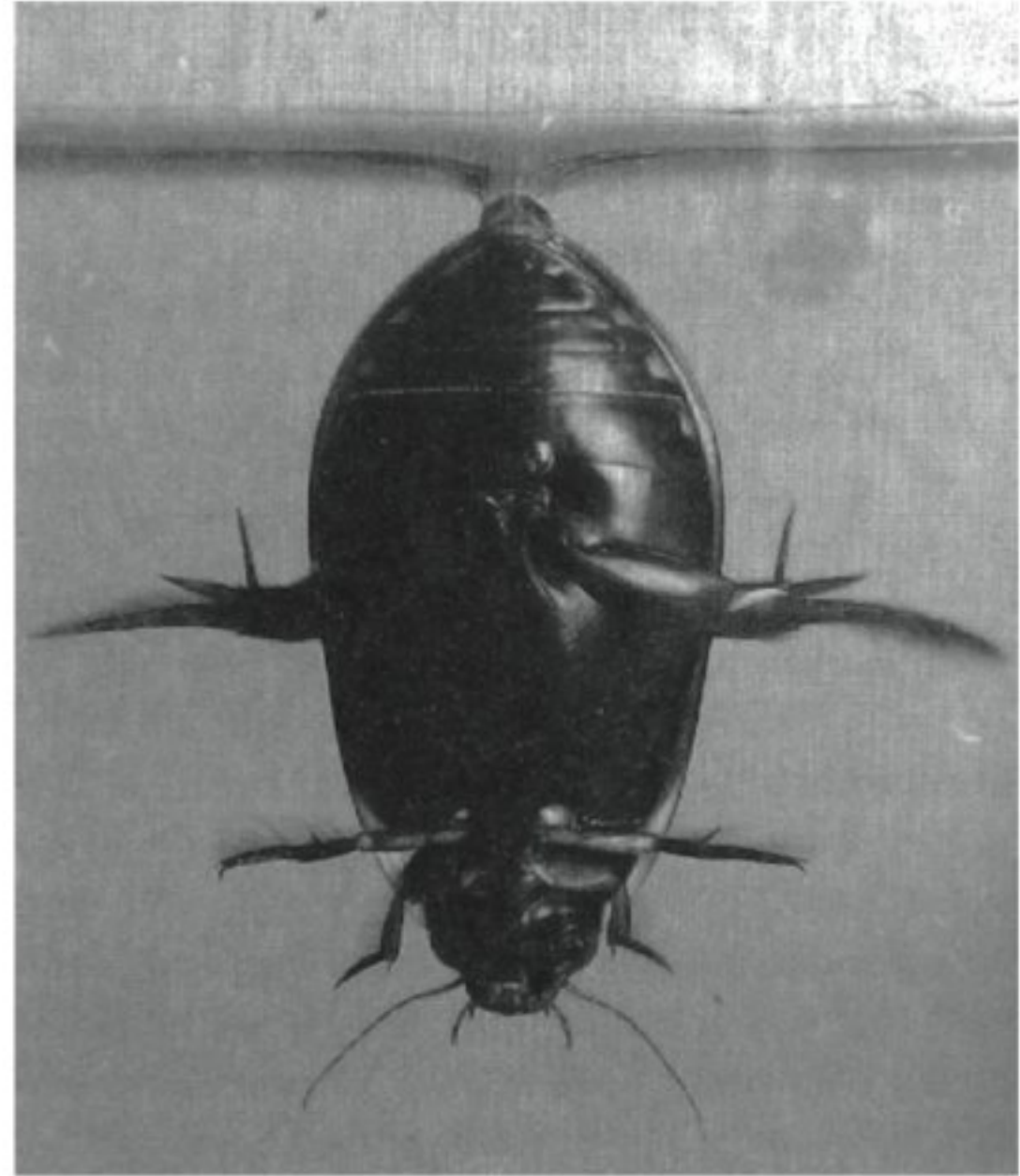
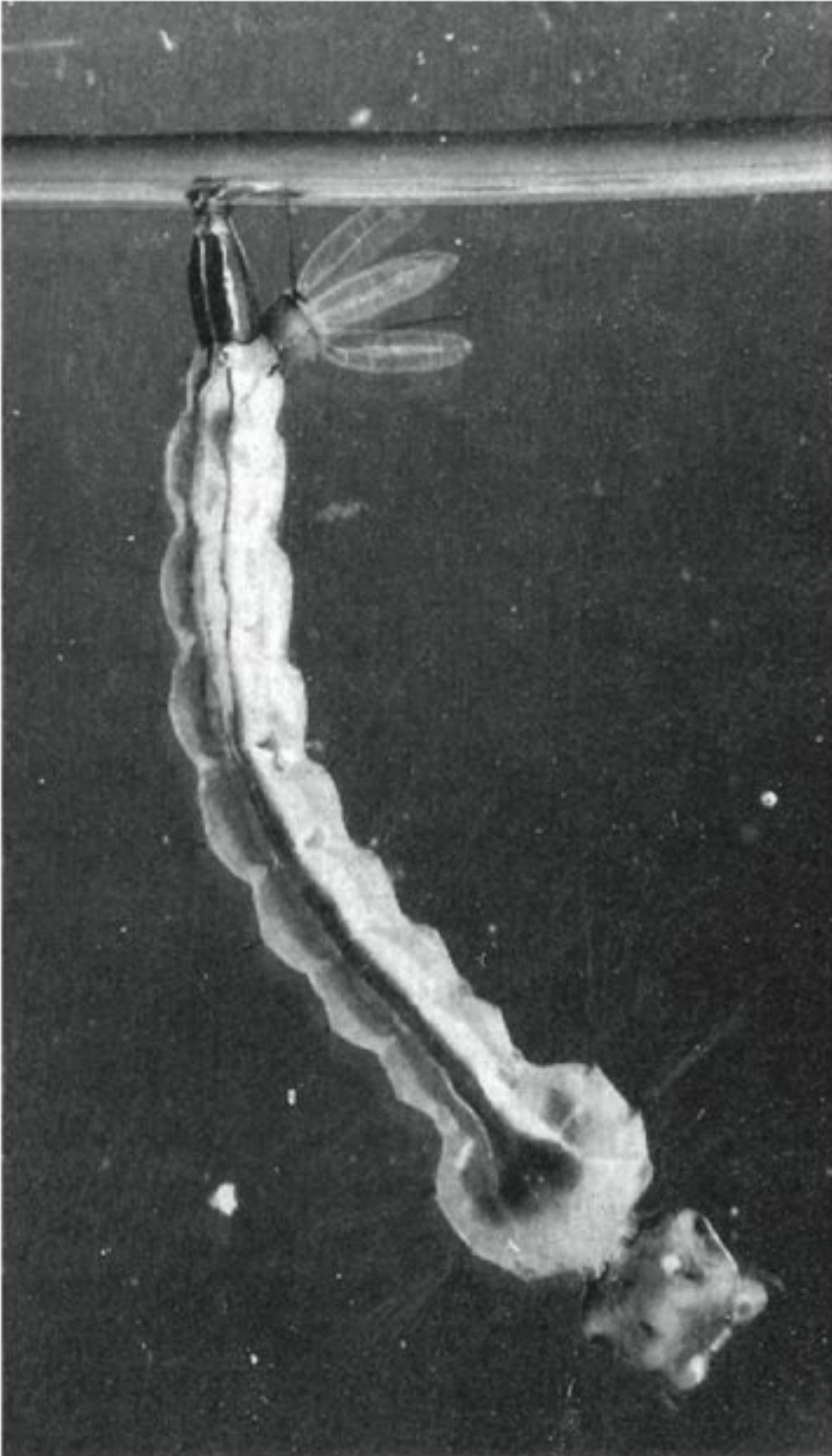
água saturada de ar, ele viverá durante 6 horas. Se for submerso em água que entrou em equilíbrio com 100% de O_2 ao invés de ar, dando-lhe oportunidade de encher seu espaço de ar com oxigênio antes de submergir, ele viverá apenas 35 minutos (Ege, 1915). Essa situação, aparentemente paradoxal, surge porque a bolha serve a dois objetivos: contém uma reserva de oxigênio que é gradualmente utilizada, mas além disso serve como *uma brânquia de difusão*, para dentro da qual o oxigênio da água que circunda o inseto pode se difundir.

Examinemos o que acontece em cada caso. No primeiro caso, o inseto transporta consigo uma bolha de ar atmosférico para uma água sem oxigênio. O oxigênio da bolha desaparece porque o animal o utiliza; além disso, mais oxigênio difunde-se rapidamente para a água circundante sem oxigênio e depois de 5 minutos todo o oxigênio foi consumido.

No segundo caso, o inseto transporta consigo uma bolha de ar. Pouco depois, o consumo de oxigênio do animal reduziu este gás na bolha para, por exemplo, 5%, enquanto o dióxido de carbono aumentou para 1%. O restante do gás na bolha (94%) é nitrogênio. Como a pressão parcial do oxigênio na bolha é menor que na água, o oxigênio difunde-se da água para o interior da bolha. Por outro lado, o nitrogênio na bolha está a 94%, e a água está em equilíbrio com os 79% de nitrogênio normais da atmosfera. A pressão parcial do nitrogênio na bolha é, portanto, maior que na água; o nitrogênio difunde-se para o meio externo e o volume da bolha gradualmente diminui. No final, a bolha desaparece, mas no caso descrito ela durou 6 horas.

No terceiro caso, tanto a bolha como a água continham apenas oxigênio. A bolha desaparece à medida que o animal usa o oxigênio. Apesar de a água estar saturada de oxigênio, isso é inútil, pois as pressões parciais do oxigênio na bolha e na água são idênticas e nenhum oxigênio adicional difunde-se da água para o interior da bolha. Conseqüentemente, a bolha dura um tempo muito menor do que aquele em que o nitrogênio também estava presente, como no segundo caso.

Uma bolha de ar tem uma limitação: seu tempo de duração depende da profundidade na qual o inseto mergulha. Com o aumento da profundidade na água, a pressão total no interior da bolha aumenta, enquanto as pressões parciais dos gases dissolvidos na água permanecem constantes. A bolha, portanto, desaparece mais ra-



INSETOS AQUÁTICOS DE RESPIRAÇÃO AÉREA Muitos insetos aquáticos respiram o ar atmosférico. A larva do mosquito (esquerda) penetra no filme superficial da água com um tubo espiracular que se abre na extremidade do abdome. As estruturas foliformes à direita são papilas anais, cuja principal função é a osmorregulação. A larva mantém-se pendurada na superfície, enquanto a troca de gases ocorre por difusão. O besouro da água, *Dysticus* (direita), entra brevemente em contato com a superfície, o suficiente para encher de ar o espaço existente debaixo das suas asas. Os espiráculos se abrem nesse espaço contendo ar e as trocas gasosas nas traquéias continuam após o besouro submergir novamente. (Cortesia de Thomas Eisner, Cornell University.)

pidamente. Para um aumento de 1 m na profundidade, a pressão parcial do nitrogênio na bolha aumenta em torno de um décimo, acelerando a velocidade de perda.

A uma profundidade de 10 m, a pressão total no interior de uma massa de ar submersa é de 2 atm. Esta pressão elevada causa uma rápida perda de gás para água e uma massa de ar a essa profundidade poderia agir apenas durante um período muito curto. Portanto, existem limitações quanto à profundidade na qual um inseto carregando uma massa de ar pode mergulhar. Ele tem de retornar à superfície com muita frequência

para renovar o ar; a distância a ser atravessada requer trabalho adicional e uso de oxigênio; a exposição a predadores é maior e o tempo total dispendido no fundo seria curto.

Para um inseto que carrega uma massa de ar como uma brânquia de difusão, o total de oxigênio possível de obter excede em muito o suprimento inicial presente antes da submersão. A perda de nitrogênio é mais lenta que a difusão de oxigênio, principalmente porque o nitrogênio, devido à sua menor solubilidade, difunde-se entre o ar e a água à metade da velocidade do oxigênio.

Por causa do suprimento inicial de nitrogênio, uma massa de ar terá duração suficiente para que oito vezes mais oxigênio seja obtido da água circundante por difusão, em relação à quantidade originalmente presente na bolha. Essa relação de oito vezes permanece constante e independente da taxa metabólica do inseto, área de superfície exposta, volume inicial da massa de ar e espessura da camada estacionária de água (significando que a turbulência da água, na forma de ventilação ativa, não influenciará a quantidade de oxigênio que pode ser obtido) (Rahn e Paganelli, 1968).

Plastrão

Um outro tipo de dispositivo respiratório é conhecido como plastrão. Um inseto que respira com um plastrão tem parte da superfície corpórea densamente coberta com pêlos hidrofóbicos que formam uma superfície impermeável, o plastrão, onde o ar é mantido permanentemente. Esse dispositivo permite que o inseto continue submerso sem limites de tempo. No inseto *Aphelocheirus*, existem 2 milhões de pêlos por milímetro quadrado de superfície de plastrão, tendo cada pêlo 5 μm de comprimento (Thorpe e Crisp, 1947).

Os insetos que respiram com um plastrão apresentam grande vantagem sobre aqueles que carregam uma única bolha como uma brânquia de difusão, pois a água não penetra por entre os pêlos hidrofóbicos. Como resultado, o plastrão serve como uma brânquia não compressível para o interior da qual o oxigênio da água se difunde. Pelo fato de o volume permanecer constante, a difusão líquida de nitrogênio nessa brânquia deve ser zero e a pressão total dos gases no interior da massa de ar é negativa em relação às tensões dos gases na água circundante. Isso é possível porque os pêlos hidrofóbicos dão suporte ao filme superficial da água, e para que esta seja forçada para dentro dos espaços de ar, entre os pêlos, é necessária uma pressão de 3,5 a 5 atm. Como resultado, os insetos que respiram com auxílio de plastrão conseguem de maneira fácil permanecer indefinidamente em profundidades que excedam muitos metros.

Reserva interna de oxigênio

Os insetos hemípteros, *Buenoa* e *Anisops*, da família do inseto aquático *Notonecta*, são notórios por permanecerem suspensos no meio da água, durante vários minutos, quase sem fazer esforço. Isso é bastante incomum entre os insetos, mas permite que esses animais

predadores explorem a zona central de águas pobres em oxigênio. Em pequenas lagoas temporárias onde não existem peixes, essa zona é relativamente livre de predadores. O fundo é perigoso por causa das vorazes larvas de libélulas e besouros; outros predadores caçam na superfície, mas na zona central há segurança, assim como pouca competição por alimento.

Buenoa e *Anisops* possuem grandes células abdominais repletas de hemoglobina. Elas servem para armazenar oxigênio, que é consumido durante o mergulho. Os insetos carregam consigo apenas uma pequena massa de ar, mas esse suprimento externo é esgotado lentamente enquanto o oxigênio proveniente da hemoglobina vai sendo consumido. Quando o oxigênio da hemoglobina é esgotado, o oxigênio externo é rapidamente consumido e os insetos perdem a flutuabilidade, ficando mais pesados que a água. Então, rapidamente nadam para a superfície para encher novamente as reservas de oxigênio.

A reserva interna de oxigênio de longa duração confere um benefício a esses animais. Após terem renovado suas reservas de oxigênio na superfície, eles nadam ativamente para descer, permanecendo em suspensão na zona central, onde exibem flutuabilidade quase neutra durante um longo período, enquanto as reservas de oxigênio vão sendo utilizadas.

Se *Anisops* for colocado numa água livre de ar, a duração do mergulho não será muito menor. Isso demonstra que a massa de ar relativamente pequena não age como uma brânquia, como em *Notonecta*. Contudo, se a hemoglobina for envenenada com monóxido de carbono, o mergulho será muito mais curto, pois nessas condições a hemoglobina não transporta oxigênio. Mesmo que seja oferecido ar normal ao inseto, a situação é a mesma; não há reserva de oxigênio e a massa de ar externa não contribui de forma apreciável (Miller, 1964).

Respiração descontínua ou cíclica

Muitos insetos apresentam um fenômeno peculiar, caracterizado pela liberação periódica ou cíclica de grandes quantidades de dióxido de carbono. O oxigênio é captado a uma taxa mais ou menos constante, mas o dióxido de carbono é liberado durante breves períodos ou em surtos. Os surtos de dióxido de carbono podem durar poucos minutos e alternar regularmente com longos períodos de liberação mínima do gás, que podem durar várias horas ou até mesmo dias.

Um registro de um único surto de dióxido de carbono da pupa de um bicho-da-seda é exibido na figura 1.34. Tais surtos podem ocorrer uma vez por semana ou muitas vezes por hora, dependendo da temperatura e da taxa metabólica. Frequências altas, como dois surtos por minuto, têm sido registradas em formigas (Lighton, 1988).

A respiração cíclica tem sido observada numa variedade de grupos de insetos, incluindo as baratas, gafanhotos, besouros, larvas e pupas, assim como borboletas e mariposas adultas em diapausa. O fenômeno foi estudado em detalhes na mariposa *Cecropia*, já que seu grande tamanho a torna um conveniente objeto experimental.

O que acontece durante o período entre os surtos? Uma quantidade mínima de dióxido de carbono é liberada, mas a captação simultânea de oxigênio é muitas vezes maior, em alguns casos 20, ou até mesmo 100 vezes maior. É claro que as trocas gasosas ocorrem através dos espiráculos e não da cutícula, pois, se todos os espiráculos fossem vedados com cera, não haveria tomada de oxigênio ou liberação de dióxido de carbono detectáveis, ou seja, a epiderme é altamente impermeável aos gases. Isso significa que durante o período entre os surtos, os espiráculos permitem a passagem de oxigênio para o interior, enquanto praticamente não há escape de dióxido de carbono. Como isso é possível? Esta e muitas outras perguntas precisam ser respondidas.

Quantidade de dióxido de carbono liberado

Na pupa de *Cecropia* que pesa 6 g, mais de 0,5 cm³ de CO₂ é liberado durante um único surto. Este volume excede o volume total do sistema traqueal, de modo que, mesmo se o sistema traqueal estivesse cheio de dióxido de carbono, este gás teria de ser procedente do sangue ou dos tecidos, durante a curta duração do surto.

Medidas acuradas do dióxido de carbono liberado pela pupa de uma outra mariposa, *Agapema*, revelaram um volume traqueal de 60 mm³. Imediatamente antes de um surto, o ar traqueal continha cerca de 5,9% de CO₂. Isso significa que 3,5 mm³ de CO₂ estavam presentes no interior do sistema traqueal quando o surto teve início. Contudo, durante o surto, 30 mm³ de CO₂ foram liberados; em outras palavras, apenas 10% do dióxido de carbono poderiam ser provenientes do ar traqueal e o restante deve ter vindo de algum outro lugar.

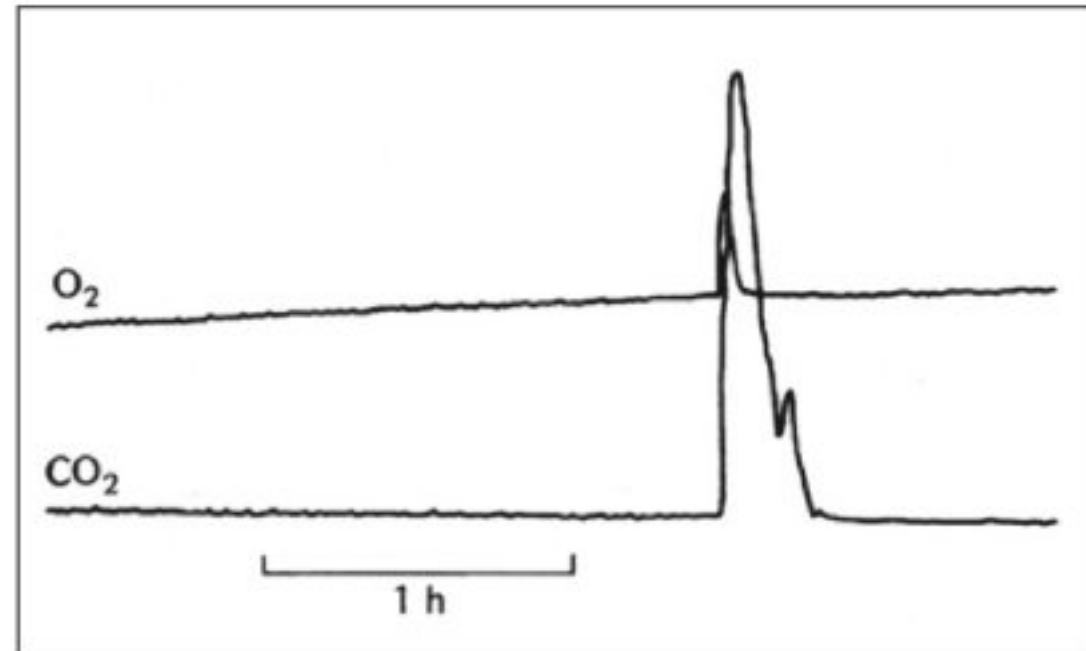


Fig. 1.34 Registro das trocas gasosas da pupa de um bicho-da-seda do gênero *Cecropia* (a 20°C), mostrando uma tomada estável de oxigênio. A liberação simultânea de dióxido de carbono é mínima até ocorrer um grande surto, depois de várias horas (Punt e col., 1957).

O metabolismo é um evento cíclico?

O registro na figura 1.34 mostra que a tomada de oxigênio, apesar de continuar entre os surtos, foi intensificada durante estes. Essa natureza periódica da liberação de dióxido de carbono e da tomada de oxigênio levanta a questão sobre o metabolismo cíclico da pupa, com curtos períodos de súbita ou cataclísmica produção de dióxido de carbono, entremeada com longos períodos de virtual pausa metabólica.

Essa questão pode ser respondida por meio de uma experiência simples. Se um único espiráculo for mantido permanentemente aberto pela inserção de um tubo fino de vidro através da abertura, o fenômeno cíclico desaparece. Pode-se, portanto, descartar a hipótese de eventos bioquímicos cíclicos no metabolismo. Torna-se, então, necessário examinar a função dos espiráculos em relação aos ciclos.

Os movimentos dos espiráculos

Uma observação direta dos espiráculos com um microscópio indica que eles ficam amplamente abertos durante o surto de dióxido de carbono. Logo depois, a válvula de cada espiráculo vibra durante um curto período e depois se fecha completamente, permanecendo assim por mais de uma hora. Em seguida a esse período, a válvula começa a pulsar ou vibrar lentamente, aumentando ligeiramente a abertura espiracular. A vibração continua, freqüentemente durante várias horas, até o próximo período de ampla abertura e surto de dióxido de carbono.

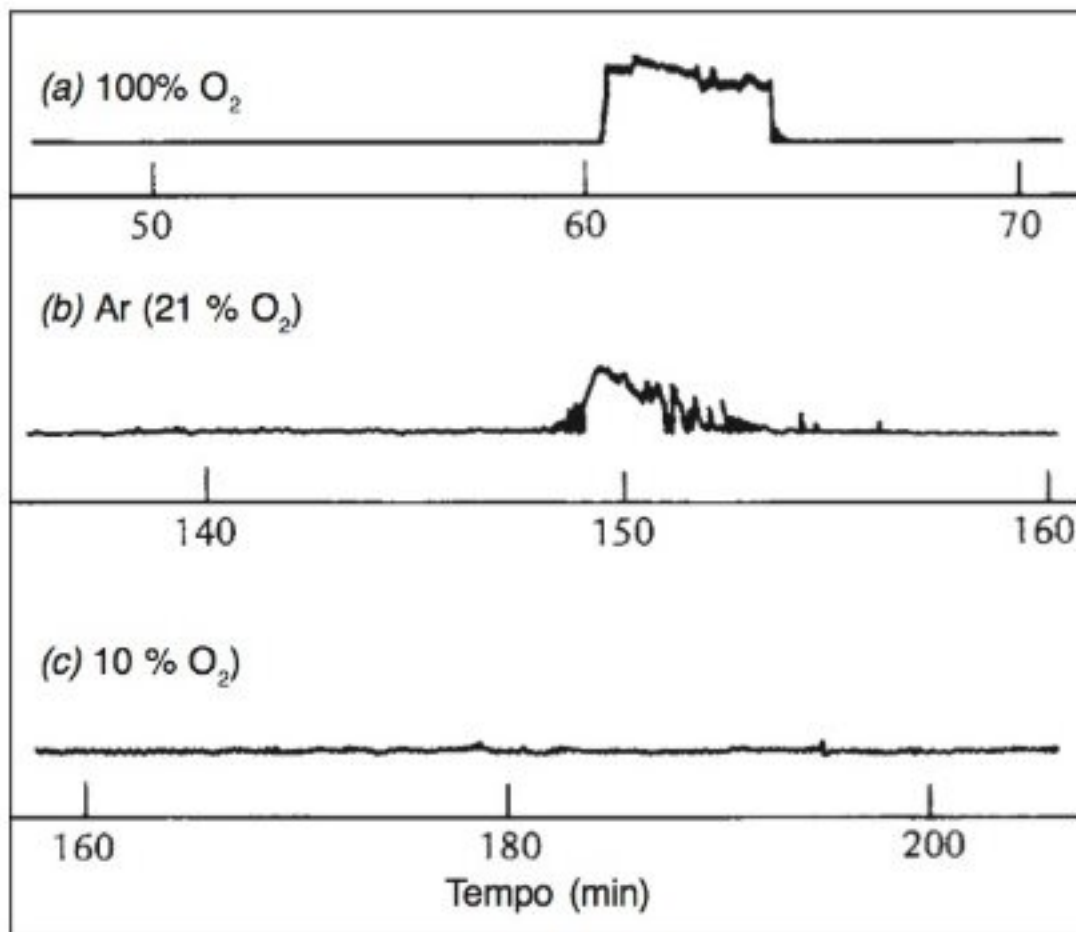


Fig. 1.35 Registro dos movimentos de abertura dos espiráculos de uma pupa de *Cecropia*. Com a pupa exposta ao oxigênio puro (a), não há vibração antes do surto. Com a pupa exposta ao ar atmosférico (b), o surto é precedido por vibração. Com a pupa em oxigênio a 10% (c), o espiráculo vibra continuamente (Schneiderman, 1960).

Os movimentos dos espiráculos da pupa de um bicho-da-seda do gênero *Cecropia* são mostrados na figura 1.35. O registro (a) no topo foi obtido com o inseto exposto ao oxigênio puro. Depois de um longo período fechados, os espiráculos se abriram, continuaram abertos durante cerca de 4 minutos e depois se fecharam novamente. Quando a pupa foi exposta ao ar atmosférico (b), depois de um longo período fechados, os espiráculos vibraram durante aproximadamente 10 minutos antes de abrirem completamente; depois vibraram durante algum tempo e gradualmente se fecharam, continuando fechados até o início do próximo período de vibração. O terceiro gráfico (c) mostra que o oxigênio a 10% fez com que os espiráculos vibrassem continuamente.

Durante um longo período de vibração, quando os espiráculos estão ligeiramente abertos, a liberação de dióxido de carbono é mínima, mas a tomada de oxigênio é quase contínua. Portanto, está-se diante do desconcertante fato de que, quando o espiráculo vibra, o oxigênio entra a uma taxa até 100 vezes maior que aquela com a qual o dióxido de carbono sai.

Como podem os espiráculos, que constituem o único lugar de troca gasosa, permitir que o oxigênio entre, mas efetivamente impedir que o dióxido de carbono saia?

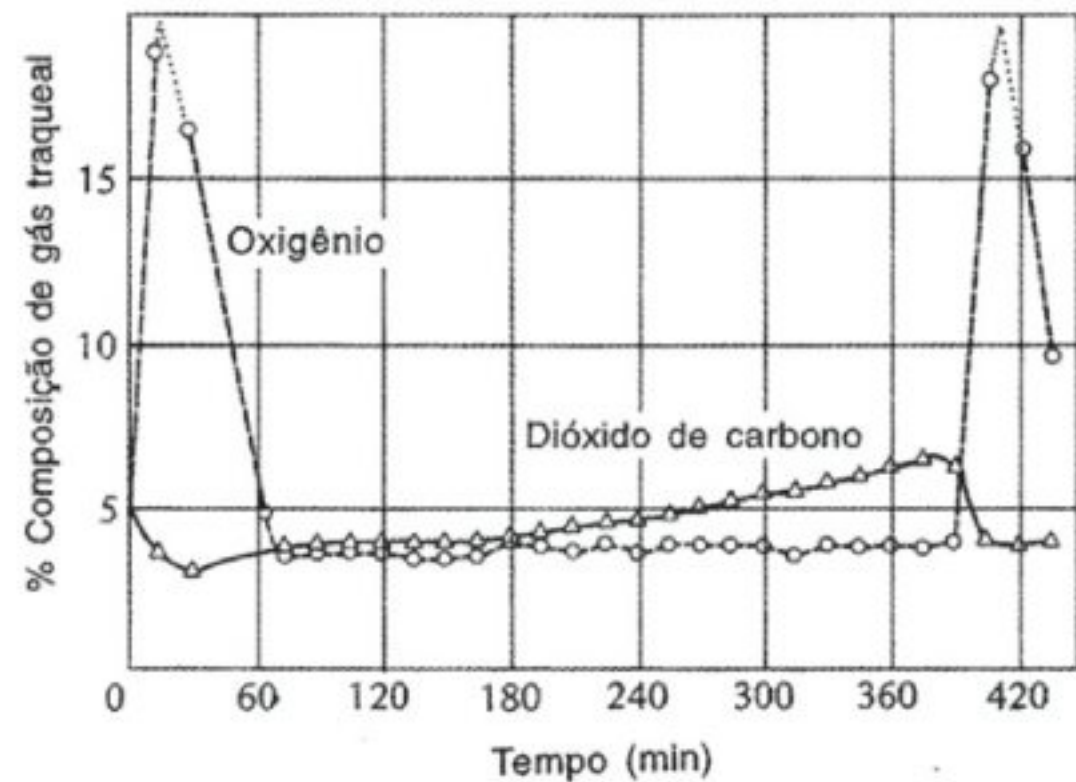


Fig. 1.36 Composição do ar obtido do interior do sistema traqueal em vários estágios da respiração cíclica. Uma elevação repentina da concentração de oxigênio ocorre quando os espiráculos estão completamente abertos durante o surto. Peso da pupa, 8,4 g; temperatura, 25°C (Levy e Schneiderman, 1958).

Para responder a esta pergunta, são necessárias informações sobre as concentrações dos gases no interior do sistema traqueal.

Os insetos em questão não apresentam, com frequência, movimentos respiratórios visíveis, e pode-se, portanto, supor que as trocas gasosas entre o sistema traqueal e o ar externo ocorram por difusão. Contudo, as concentrações gasosas realmente encontradas no sistema traqueal não podem ser explicadas apenas pelos processos de difusão.

Schneiderman e cols. tiveram sucesso na remoção de pequenas amostras de gás para análise (Fig. 1.36). Como se esperava, encontraram a menor concentração de dióxido de carbono, em torno de 3%, imediatamente após um surto, e durante as 6 horas seguintes a concentração de dióxido de carbono subiu de forma muito lenta para 6,5%. Durante o surto, a concentração de oxigênio aumentou para aproximadamente as concentrações atmosféricas, 18 a 20%, mas, depois do surto, caiu rapidamente de novo e permaneceu constante a 3,5% por todo o período entre os surtos.

Esses números surpreendentes não podem ser explicados se a difusão for a única força motriz envolvida no movimento de gases através dos espiráculos. Entre-

tanto, os gases também podem ser movidos pela pressão e uma pressão ligeiramente negativa no interior do sistema traqueal causaria um maior fluxo de ar para dentro.

É possível medir a pressão no interior do sistema traqueal ao se introduzir um pequeno capilar de vidro dentro de um espiráculo, enquanto os outros são mantidos intactos, e em seguida conectá-lo a um manômetro. Durante períodos de vibração, a pressão no interior do sistema traqueal está muito próxima à atmosférica, apesar de ligeiramente negativa. Esta pressão negativa permite o fluxo de uma massa de ar para o interior do sistema. Quando os espiráculos se fecham completamente, a pressão no sistema traqueal cai abruptamente. Como os espiráculos continuam fechados, considerável pressão negativa se desenvolve, correspondente à rápida diminuição na concentração de oxigênio no interior do sistema traqueal, imediatamente depois do fechamento dos espiráculos (Fig. 1.36). Quando a vibração é reiniciada, a pressão sobe gradualmente e, quando a vibração é mantida, a pressão retoma a um valor próximo ao da atmosférica.

A rápida queda na pressão quando os espiráculos se fecham é causada pelo rápido consumo de oxigênio do sistema traqueal fechado. A maior parte do dióxido de carbono produzido continua dissolvido ou tamponado no sangue e nos tecidos e, portanto, uma pressão negativa é desenvolvida. Se a pupa for colocada em oxigênio puro antes de os espiráculos se fecharem, de modo que o sistema traqueal fique preenchido apenas com oxigênio, a pressão negativa se torna maior. Isso é precisamente o que se espera quando o oxigênio é consumido e não há nitrogênio presente.

Se toda a informação disponível for reunida, os fatos são compatíveis com a seguinte interpretação (Fig. 1.37). O gráfico superior apresenta a atividade vibratória, seguida de um período de abertura dos espiráculos, e depois de um período em que os espiráculos estão completamente fechados, após o qual a vibração recomeça. A produção de dióxido de carbono (gráfico intermediário) é baixa durante os períodos de fechamento e vibração; a maior parte da produção de dióxido de carbono ocorre em um curto surto durante o período de abertura. A tomada de oxigênio é registrada como sendo contínua; isso corresponde ao consumo real de oxigênio pelos tecidos e pode ser medido por métodos manométricos apropriados (Schneiderman e Williams, 1955).

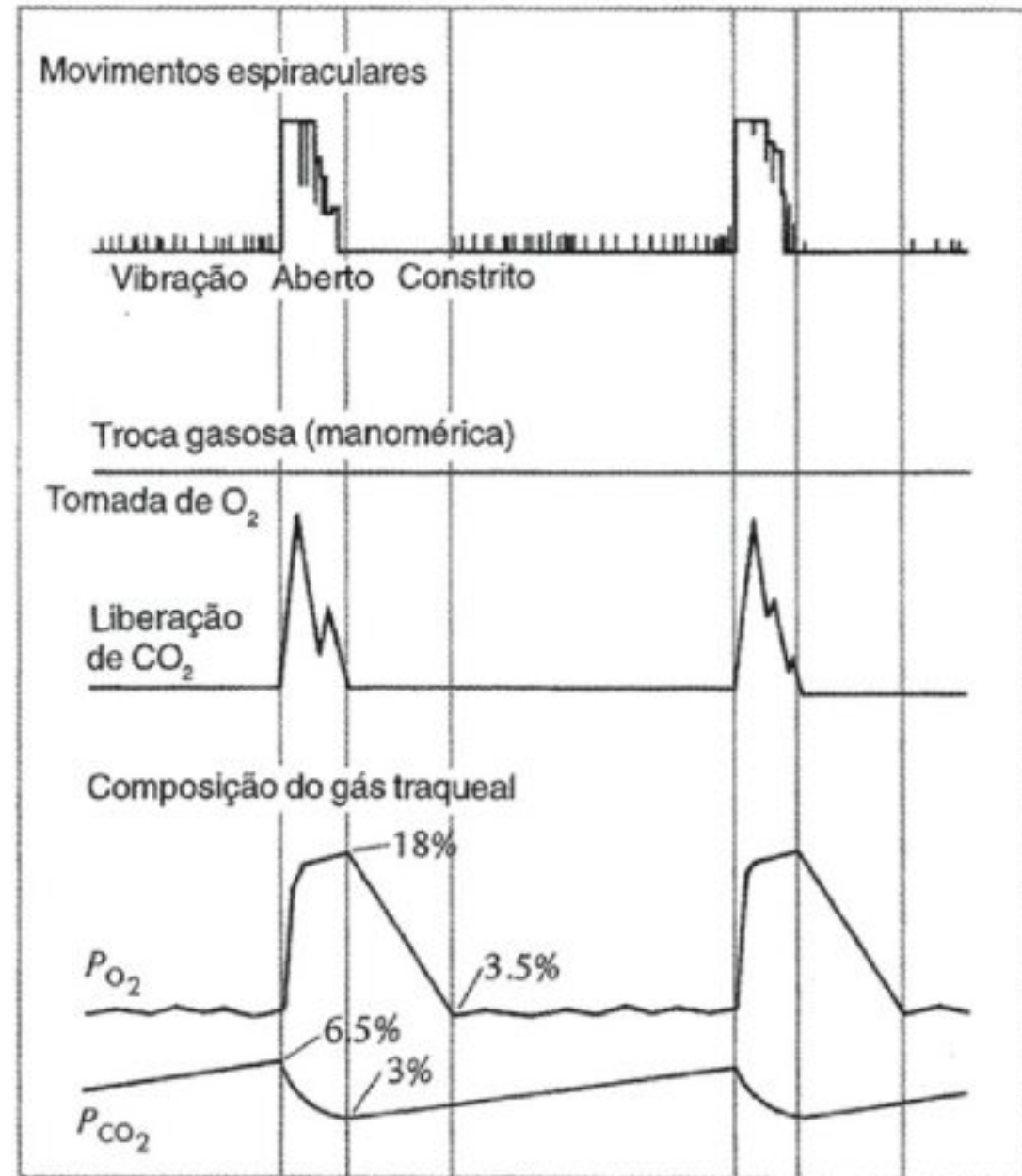


Fig. 1.37 Gráfico sumário, mostrando os eventos sincrônicos dos movimentos dos espiráculos durante a respiração cíclica (Levy e Schneiderman, 1966a).

A composição do ar traqueal (Fig. 1.37, gráfico inferior) indica que a concentração de dióxido de carbono cai de 6,5% para 3% durante o surto, subindo lentamente de novo durante o período entre os surtos. As alterações na concentração de oxigênio são mais impressionantes. Quando os espiráculos se abrem, o oxigênio eleva-se rapidamente para 18%, próximo à concentração atmosférica. Durante o período seguinte de constrição, a concentração de oxigênio traqueal cai de modo contínuo, pois os tecidos usam oxigênio a uma taxa constante. Quando a vibração começa, uma pressão negativa já desenvolvida no interior do sistema traqueal permite o início do fluxo de uma massa de ar para dentro deste. Isso repõe parcialmente o oxigênio, mas o nitrogênio também entra e aumenta gradualmente. Se houver, por exemplo, 4% de dióxido de carbono e 4% de oxigênio no sistema traqueal, o restante será nitrogênio numa concentração de 92%.

O significado da respiração cíclica

Os animais terrestres são vulneráveis à dessecação e os insetos frequentemente vivem em ambientes bastante secos. A pupa em diapausa, que pode permanecer encasulada durante quase um ano, de um verão até o próximo, não tem possibilidade de repor água. Ela deve ser extremamente econômica no uso da água ao mesmo tempo em que permite uma troca de gases suficiente para os seus processos metabólicos. Portanto, os espiráculos devem ser regulados por um ajuste que permita a tomada de oxigênio e impeça a perda de água.

Pode-se, então, verificar um fundamento lógico para o período de abertura dos espiráculos. A perda de água depende da pressão de vapor no interior das traquéias (uma função da temperatura), umidade na atmosfera externa e abertura e fechamento dos espiráculos. Se eles forem fechados, a perda de água do sistema traqueal será nula; quando estiverem completamente abertos, a perda de água será máxima.

Como foi observado, o fechamento parcial (vibração) permite uma tomada suficiente de oxigênio, pois além do grande fluxo de ar para dentro, a alta concentração de oxigênio na atmosfera confere um acentuado gradiente de difusão para o interior do sistema. Contudo, à medida que a concentração de dióxido de carbono no sistema traqueal aumenta e alcança um limite de cerca de 6%, os espiráculos se abrem amplamente e permitem que este gás escape (surto de dióxido de carbono). Se, ao contrário, fosse permitido que o dióxido de carbono saísse continuamente através dos espiráculos abertos, à medida que é formado, a água também seria perdida continuamente. A natureza cíclica das trocas gasosas, que à primeira vista parece ser uma discrepância enigmática, pode ser considerada um dispositivo engenhoso para a conservação de água.

Examinou-se neste capítulo como as trocas gasosas ocorrem nos órgãos respiratórios e como as adaptações especiais funcionam para proporcionar adequada tomada de oxigênio e eliminação concomitante de dióxido de carbono. No próximo capítulo, será discutido como o sangue é útil no transporte destes dois importantes gases entre os órgãos respiratórios e os tecidos com atividade metabólica.

REFERÊNCIAS

- Ackerman, R. A. (1980) Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *Am. Zool.* 20:575–583.
- Alkalay, I., Suetsugu, S., Constantine, H., and Stein, M. (1971) Carbon dioxide elimination across human skin. *Am. J. Physiol.* 220:1434–1436.
- Baudinette, R. V., Gannon, B. J., Runciman, W. B., and Wells, S. (1987) Do cardiorespiratory frequencies show entrainment with hopping in the tammar wallaby? *J. Exp. Biol.* 129:251–263.
- Bentley, P. J., Herreid, C. F., and Schmidt-Nielsen, K. (1967) Respiration of a monotreme, the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. *Am. J. Physiol.* 212:957–961.
- Bentley, P. J., and Shield, J. W. (1973) Ventilation of toad lungs in the absence of the buccopharyngeal pump. *Nature, Lond.* 243:538–539.
- Berg, T., and Steen, J. B. (1965) Physiological mechanisms for aerial respiration in the eel. *Comp. Biochem. Physiol.* 15: 469–484.
- Bolin, B., Döös, B. R., Jäger, J., and Warrick, R. A. (eds.) (1986) *The Greenhouse Effect, Climate Change, and Ecosystems*. New York: John Wiley & Sons. 541 pp.
- Bramble, D. M., and Jenkins, F. A. Jr. (1993) Mammalian locomotor-respiratory integration: Implications for diaphragmatic and pulmonary design. *Science* 262:235–240.
- Bretz, W. L., and Schmidt-Nielsen, K. (1972) Movement of gas in the respiratory system of the duck. *J. Exp. Biol.* 56: 57–65.
- Burggren, W. W. (1982) “Air gulping” improves blood oxygen transport during aquatic hypoxia in the gold fish *Carassius auratus*. *Physiol. Zool.* 55: 327–334.
- Burggren, W., Dunn, J., and Barnard, K. (1979) Branchial circulation and gill morphometrics in the sturgeon *Acipenser transmontanus*, an ancient Chondrosteian fish. *Can. J. Zool.* 57:2160–2170.
- Cameron, J. N., and Mecklenburg, T. A. (1973) Aerial gas exchange in the coconut crab, *Birgus latro*, with some notes on *Gecarcoidea lalandii*. *Respir. Physiol.* 19:245–261.
- Carey, C. (1980) Adaptation of the avian egg to high altitude. *Am. Zool.* 20:449–459.
- Carpenter, R. E. (1986) Flight physiology of intermediate-sized fruit bats (Pteropodidae). *J. Exp. Biol.* 120:79–103.
- Clements, J. A., Nellenbogen, J., and Trahan, H. J. (1970) Pulmonary surfactant and evolution of the lungs. *Science* 169: 603–604.

- Craig, A. B., Jr. (1961) Causes of loss of consciousness during underwater swimming. *J. Appl. Physiol.* 16:583–586.
- Dejours, P. (1966) *Respiration*. New York: Oxford University Press. 244 pp.
- Dejours, P. (1981) *Principles of Comparative Respiratory Physiology*, 2d ed. Amsterdam: North Holland. 253 pp.
- Denny, M. W. (1993) *Air and Water: The Biology and Physics of Life's Media*. Princeton: Princeton University Press. 341 pp.
- Dickinson, R. E., and Cicerone, R. J. (1986) Future global warming from atmospheric trace gases. *Nature* 319:109–115.
- Dolk, H. E., and Postma, N. (1927) Ueber die Haut und die Lungenatmung von *Rana temporaria*. *Z. Vergl. Physiol.* 5: 417–444.
- Ege, R. (1915) On the respiratory function of the air stores carried by some aquatic insects (Corixidae, Dytiscidae, and Notonecta). *Z. Allg. Physiol.* 17:81–121.
- Feder, M. E., and Burggren, W. W. (1985) Cutaneous gas exchange in vertebrates: Design, patterns, control, and implications. *Biol. Rev.* 60:1–45.
- Freadman, M. A. (1981) Swimming energetics of striped bass (*Morone saxatilis*) and bluefish (*Pomatomus saltatrix*): Hydrodynamic correlates of locomotion and gill ventilation. *J. Exp. Biol.* 90:253–265.
- Gehr, P., Mwangi, D. K., Ammann, A., Maloiy, G. M. O., Taylor, C. R., and Weibel, E. (1981) Design of the mammalian respiratory system. 5. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: Wild and domestic mammals. *Respir. Physiol.* 44:61–86.
- Goerke, J., and Clements, J. A. (1986) Surfactant. Macklem, P. T., and Meads, J. (eds). *Handb. Physiol.* 3:247–261.
- Graham, J. B. (1974) Aquatic respiration in the sea snake, *Pelamis platurus*. *Respir. Physiol.* 21:1–7.
- Gray, I. E. (1954) Comparative study of the gill area of marine fishes. *Biol. Bull.* 107:219–225.
- Grigg, G. C. (1970) Use of the first gill slits for water intake in a shark. *J. Exp. Biol.* 52:569–574.
- Hartley, R. S., and Suthers, R. A. (1989) Airflow and pressure during canary song: direct evidence for mini-breaths. *J. Comp. Physiol. A* 165:15–26.
- Harvey, E. N. (1928) The oxygen consumption of luminous bacteria. *J. Gen. Physiol.* 11:469–475.
- Hazelhoff, E. H., and Evenhuis, H. H. (1952) Importance of the “counter-current principle” for the oxygen uptake in fishes. *Nature, Lond.* 169:77.
- Herreid, C. F., Bretz, W. L., and Schmidt-Nielsen, K. (1968) Cutaneous gas exchange in bats. *Am. J. Physiol.* 215:506–508.
- Hughes, G. M. (1960) A comparative study of gill ventilation in marine teleosts. *J. Exp. Biol.* 37:28–45.
- Hughes, G. M. (1966) The dimensions of fish gills in relation to their function. *J. Exp. Biol.* 45:177–195.
- Hughes, G. M., Knights, B., and Scammell, C. A. (1969) The distribution of P_{O_2} and hydrostatic pressure changes within the branchial chambers in relation to gill ventilation of the shore crab *Carcinus maenas* L. *J. Exp. Biol.* 51:203–220.
- Hughes, G. M., and Shelton, G. (1958) The mechanism of gill ventilation in three freshwater teleosts. *J. Exp. Biol.* 35:807–823.
- Hutchinson, V. H., Whitford, W. G., and Kohl, M. (1968) Relation of body size and surface area to gas exchange in anurans. *Physiol. Zool.* 41:65–85.
- Johansen, K. (1968) Air-breathing fishes. *Sci. Am.* 219:102–111.
- Johansen, K., Lenfant, C., Schmidt-Nielsen, K., and Petersen, J. A. (1968) Gas exchange and control of breathing in the electric eel, *Electrophorus electricus*. *Z. Vergl. Physiol.* 61:137–163.
- Johnston, A. M., and Jukes, M. G. M. (1966) The respiratory response of the decerebrate domestic hen to inhaled carbon dioxide-air mixture. *J. Physiol.* 184:38–39P.
- Kluge, M., and Ting, I. P. (1978) *Crassulacean Acid Metabolism*. Ecological Studies, vol. 30. New York: Springer Verlag. 209 pp.
- Krogh, A. (1920) Studien über Tracheenrespiration. 2 Ueber Gasdiffusion in den Tracheen. *Pflügers Arch.* 179:95–112.
- Krogh, A. (1941) *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press. 172 pp. Reprinted by Dover Publications, New York, 1968.
- Kuhnen, G. (1986) O_2 and CO_2 concentrations in burrows of euthermic and hibernating golden hamsters. *Comp. Biochem. Physiol.* 84A:517–522.
- Kutchai, H. and Steen, J. B. (1971) Permeability of the shell and shell membranes of hens' eggs during development. *Resp. Physiol.* 11:265–278.
- Lenfant, C., Johansen, K., and Hanson, D. (1970) Bimodal gas exchange and ventilation-perfusion relationship in lower vertebrates. *Fed. Proc.* 29:1124–1129.
- Levy, R. I., and Schneiderman, H. A. (1958) An experimental solution to the paradox of discontinuous respiration in insects. *Nature, Lond.* 182:491–493.
- Levy, R. I., and Schneiderman, H. A. (1966) Discontinuous respiration in insects. 2. The direct measurement and significance of changes in tracheal gas composition during

- the respiratory cycle of silkworm pupae. *J. Insect Physiol.* 12:83–104.
- Lighton, J. R. B. (1988) Discontinuous CO₂ emission in a small insect, the formicine ant *Camponotus vicinus*. *J. Exp. Biol.* 134:363–376.
- Machia, L., and Hughes E. (1970) Atmospheric oxygen in 1967 to 1970. *Science* 168:1582–1584.
- Margaria, R., Milic-Emili, G., Petit, J. M., and Cavagna, G. (1960) Mechanical work of breathing during muscular exercise. *J. Appl. Physiol.* 15:354–358.
- McDonald, D. G., Wood, C. M., and McMahon, B. R. (1980) Ventilation and oxygen consumption in the Dungeness crab, *Cancer magister*. *J. Exp. Zool.* 213:123–136.
- Mellanby, K. (1934) The site of loss of water from insects. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 166:139–149.
- Miller, P. L. (1964) The possible role of haemoglobin in *Anisops* and *Buenoa* (Hemiptera: Notonectidae). *Proc. R. Entomol. Soc. Lond.* A39:166–175.
- Monge C., C., León-Velarde, F., and Gómez de la Torre, G. (1988) Laying eggs at high altitude. *News Physiol. Sci.* 3:69–71.
- Nicol, J. A. C. (1960) *The Biology of Marine Animals*. New York: Interscience. 707 pp.
- Packard, M. J., Packard, G. C., and Boardman, T. J. (1982) Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologia*, 38:136–155.
- Prange, H. D., and Ackerman, R. A. (1974) Oxygen consumption and mechanisms of gas exchange of green turtle (*Chelonia mydas*) eggs and hatchlings. *Copeia* 1974:758–763.
- Punt, A., Parser, W. J., and Kuchlein, J. (1957) Oxygen uptake in insects with cyclic CO₂ release. *Biol. Bull.* 112:108–119.
- Rahn, H., and Paganelli, C. V. (1968) Gas exchange in gas gills of diving insects. *Respir. Physiol.* 5:145–164.
- Rahn, H., Rahn, K. B., Howell, B. J., Gans, C., and Tenney, S. M. (1971) Air breathing of the garfish (*Lepisosteus osseus*). *Respir. Physiol.* 11:285–307.
- Ramanathan, V. (1988) The greenhouse theory of climate change: A test by an inadvertent global experiment. *Science*. 240:293–299.
- Randall, D. J. (1968) Fish physiology. *Am. Zool.* 8:179–189.
- Roberts, J. L. (1975) Active branchial and ram gill ventilation in fishes. *Biol. Bull.* 148:85–105.
- Romijn, C., and Roos, J. (1938) The air space of the hen's egg and its changes during the period of incubation. *J. Physiol.* 94:365–379.
- Scheid, P., and Piiper, J. (1972) Cross-current gas exchange in avian lungs: Effects of reversed parabronchial air flow in ducks. *Respir. Physiol.* 16:304–312.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972) *How Animals Work*. London: Cambridge University Press. 114 pp.
- Schmidt-Nielsen, K., Kanwisher, J., Lasiewski, R. C., Cohn, J. E., and Bretz, W. L. (1969) Temperature regulation and respiration in the ostrich. *Condor* 71:341–352.
- Schneiderman, H. A. (1960) Discontinuous respiration in insects: Role of the spiracles. *Biol. Bull.* 119:494–528.
- Schneiderman, H. A., and Williams, C. M. (1955) An experimental analysis of the discontinuous respiration of the cecropia silkworm. *Biol. Bull.* 109:123–143.
- Seymour, R. S., Vleck, D., and Vleck, C. M. (1986) Gas exchange in incubation mounds of megapode birds. *J. Comp. Physiol. B* 156:773–782.
- Soum, J. M. (1896) Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux. *Ann. Univ. Lyon* 28:1–126.
- Steffensen, J. F. (1985) The transition between branchial pumping and ram ventilation in fishes: Energetic consequences and dependence on water oxygen tension. *J. Exp. Biol.* 114:141–150.
- Steffensen, J. F., and Lomholt, J. P. (1983) Energetic cost of active branchial ventilation in the sharksucker, *Echeneis naucrates*. *J. Exp. Biol.* 103:185–192.
- Thorpe, W. H., and Crisp, D. J. (1947) Studies on plastron respiration. The biology of *Aphelocheirus* [Hemiptera. Aphelocheiridae (Naucoridae)] and the mechanism of plastron retention. *J. Exp. Biol.* 24:227–269.
- Tucker, V. A., (1968) Respiratory physiology of house sparrows in relation to high-altitude flight. *J. Exp. Biol.* 48:55–66.
- Wangenstein, O. D., Wilson, D., and Rahn, H. (1974) Respiratory gas exchange of high altitude adapted chick embryos. *Respir. Physiol.* 21:61–70.
- Weibel, E. R. (1984). *The Pathway for Oxygen*. Cambridge, Mass: Harvard University Press. 425 pp.
- Wigglesworth, V. B. (1972) *The Principles of Insect Physiology*, 7th ed. London: Chapman & Hall. 827 pp.
- Wigglesworth, V. B. (1984) *Insect Physiology*, 8th ed. London: Chapman & Hall. 191 pp.
- Williams, D. L. G., Seymour, R. S., and Kerourio, P. (1984) Structure of fossil dinosaur eggshell from the Aix Basin, France. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 45:23–27.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- Altman, P. L., and Dittmer, D. S. (eds.) (1971) *Biological Handbooks: Respiration and Circulation*. Bethesda: Federation of American Societies for Experimental Biology. 930 pp.
- American Society of Zoologists (1980) Symposium on physiology of the avian egg (C. Carey, organizer). *Am. Zool.* 20(2):325–484.
- Bartels, H., Dejours, P., Kellogg, R. H., and Mead, J. (1973) Glossary on respiration and gas exchange. *J. Appl. Physiol.* 34:549–558.
- Barth, M. C., and Titus, J. G. (eds.) (1984) *Greenhouse Effect and Sea Level Rise: A Challenge for This Generation*. New York: Van Nostrand Reinhold. 325 pp.
- Boutilier, R. G. (ed.) (1990) *Vertebrate Gas Exchange: From Environment to Cell*. *Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol. 6. New York: Springer-Verlag. 411 pp.
- Bouverot, P. (1985) *Adaptation to Altitude-hypoxia in Vertebrates*. New York: Springer-Verlag. 176pp.
- Butler, P. J. (ed.) (1982) Control and co-ordination of respiration and circulation. *J. Exp. Biol.* 100:1–319.
- Dejours, P. (1988) *Respiration in Water and Air*. Amsterdam: Elsevier. 179 pp.
- Denny, M. W. (1993) *Air and Water: The Biology and Physics of Life's Media*. Princeton: Princeton University Press. 341pp.
- Henry, R. P., and Smatresk, N. J. (eds.) (1994) Current perspectives on the evolution, ecology, and comparative physiology of bimodal breathing. *Am. Zool.* 34:177–299.
- Hughes, G. M., and Morgan, M. (1973) The structure of fish gills in relation to their respiratory function. *Biol. Rev.* 48:419–475.
- Johansen, K. (1971) Comparative physiology: Gas exchange and circulation in fishes. *Annu. Rev. Physiol.* 33:569–612.
- Krogh, A. (1939). *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms*. Philadelphia: University of Pennsylvania Press, 172 pp. Reprinted by Dover Publications, New York, 1968.
- Lighton, J. R. B. (1994) Discontinuous ventilation in terrestrial insects. *Physiol. Zool.* 67:142–162.
- Miller, P. L. (1964) Respiration: Aerial gas transport. In *The Physiology of Insecta*, vol. III (M. Rockstein, ed.), pp. 557–615. New York: Academic Press.
- Mines, A. H. (1993) *Respiratory Physiology*, 3rd ed. New York: Raven Press. 192 pp.
- Piiper, J., and Scheid, P. (1992) Gas exchange in vertebrates through lungs, gills, and skin. *News Physiol. Sci.* 7:199–203.
- Prange, H. D. (1996) *Respiratory Physiology: Understanding Gas Exchange*. New York: Chapman and Hall. 160 pp.
- Taylor, C. R., Karas, R. H., Weibel, E. R., and Hoppeler, H. (1987) Adaptive variation in the mammalian respiratory system in relation to energetic demand. *Respir. Physiol.* 69:1–127.
- Truchot, J. P. (1990) Respiratory and ionic regulation in invertebrates exposed to both water and air. *Ann. Rev. Physiol.* 52:61–76.
- Weibel, E. R. (1984) *The Pathway for Oxygen*. Cambridge, Mass: Harvard University Press. 425 pp.
- Weibel, E. R. (1987) Scaling of structural and functional variables in the respiratory system. *Annu. Rev. Physiol.* 49:147–157.
- Weibel, E. R. and Taylor, C. R. (eds.) (1981) Design of the mammalian respiratory system. *Respir. Physiol.* 44(1):i–viii; 1–164.
- West, J. B. (1985) *Everest: The Testing Place*. New York: McGraw-Hill, 187 pp.
- Uma fonte de referência enciclopédica em todos os campos da fisiologia animal é:*
- Prosser, C. L. (ed.) *Comparative Animal Physiology, Neural and Integrative Animal Physiology*. pp. 1–776 (1991); *Environmental and Metabolic Animal Physiology*, pp. 1–578 (1991). New York, N.Y.: Wiley-Liss.

Foi visto que o transporte de oxigênio e dióxido de carbono por difusão é insuficiente, exceto para animais muito pequenos. Quase todos os grandes animais, a menos que tenham uma demanda de oxigênio bastante pequena, possuem um sistema de distribuição voltado para o movimento de um líquido, o sangue.

Há uma tendência ao pensar no *transporte de gás* como a principal função do sangue, mas ele tem muitas outras funções que podem não ser imediatamente aparentes (ver Tab. 2.1). Os insetos, p. ex., não utilizam o sangue para o transporte de gases; utilizam tubos cheios de ar. Esses animais possuem, no entanto, sangue que é bombeado por todo o corpo, pois muitas outras substâncias precisam ser transferidas mais rapidamente que o transporte proporcionado apenas pela difusão.

Dessa forma, o sangue serve para transportar *nutrientes* que são absorvidos no trato digestivo e para transferir *produtos de excreção* para o órgão excretor. Uma variedade de *produtos metabólicos intermediários*, incluindo *hormônios* e outros compostos importantes, precisam de um sistema de transporte entre o local de produção e o de uso.

Uma importante função do sangue, mas freqüentemente esquecida, é a *transmissão de força hidráulica*, que é utilizada em muitos processos, tal como na ultrafiltração renal, locomoção da minhoca, rompimento da carapaça na muda dos crustáceos, ereção peniana, etc.

Nos grandes animais, com uma elevada taxa metabólica, o sangue é essencial para o *transporte de calor*, caso contrário seus órgãos internos rapidamente ficariam superaquecidos.

A capacidade de *coagulação* é uma característica inerente do sangue, necessária para reduzir a perda deste importante fluido quando ocorre dano no sistema vascular.

A maioria das funções de transporte, assim como a transmissão de força e de calor, pode ser executada por praticamente qualquer meio aquoso. As exceções são o transporte de gases e a coagulação, que estão associadas a propriedades bioquímicas do sangue altamente complexas.

Neste capítulo, a principal preocupação é com o papel do sangue no transporte de gases e com as propriedades que servem a este objetivo.

Tabela 2.1 As funções mais importantes do sangue.

1. *Transporte de nutrientes* do trato digestivo para os tecidos; para e de órgãos de armazenagem (p. ex., tecido adiposo, fígado).
2. *Transporte de metabólitos* (p. ex., ácido láctico do músculo para o fígado), permitindo a especialização metabólica.
3. *Transporte de produtos de excreção* dos tecidos para órgãos excretores; do órgão de síntese (p. ex., uréia no fígado) para o rim.
4. *Transporte de gases* (oxigênio e dióxido de carbono) entre os órgãos respiratórios e os tecidos; armazenagem de oxigênio.
5. *Transporte de hormônios* (p. ex., adrenalina [resposta rápida]; hormônio do crescimento [resposta lenta]).
6. *Transporte de células* de função não respiratória (p. ex., leucócitos de vertebrados); o sangue de insetos não tem função respiratória, mas transporta numerosos tipos de células sangüíneas.
7. *Transporte de calor* de órgãos mais profundos para a superfície para dissipação (essencial para grandes animais com taxas metabólicas elevadas).
8. *Transmissão de força* (p. ex., para a locomoção nas minhocas; para o rompimento da carapaça nos crustáceos; para o movimento de órgãos tais como o pênis, sifão de bivalves, extensão das pernas na aranha; para a ultrafiltração nos capilares renais).
9. *Coagulação*, característica inerente a alguns tipos de sangue e hemolinfa; serve como proteção contra a perda sangüínea.
10. *Manutenção de um meio interno* adequado para as células com relação ao pH, íons, nutrientes, etc.

TRANSPORTE DE OXIGÊNIO NO SANGUE

Pigmentos respiratórios

Em muitos invertebrados, o oxigênio é transportado pelo sangue ou hemolinfa em solução física simples. Isso ajuda a transportar oxigênio da superfície para as várias partes do organismo, pois a difusão sozinha é muito lenta para qualquer organismo, exceto os menores.

Entretanto, a quantidade de oxigênio que pode ser transportada em solução simples é pequena e muitos animais altamente organizados (vertebrados quase sem exceção) possuem sangue que tem a capacidade de se ligar reversivelmente a grandes quantidades de oxigênio, aumentando bastante, dessa maneira, a quantidade de oxigênio transportada.

No sangue dos mamíferos, a quantidade de oxigênio fisicamente dissolvido é aproximadamente 0,2 ml de O₂ por 100 ml de sangue e a quantidade ligada reversivelmente à hemoglobina é cerca de 100 vezes maior, em torno de 20 ml de O₂ por 100 ml de sangue. Portanto, o oxigênio dissolvido tem importância mínima em comparação com o oxigênio ligado à hemoglobina.

As substâncias conhecidas como transportadoras de oxigênio no sangue são proteínas que contêm um metal (comumente ferro ou cobre). Normalmente elas são coloridas e, por isso, são freqüentemente chamadas de *pigmentos respiratórios*. Os mais comuns estão relacionados na figura 2.1.

A *hemoglobina* é o pigmento respiratório mais conhecido e difundido. Ela consiste de uma molécula de proteína associada a uma estrutura anelar de quatro membros, chamada de porfirina. O ferro contido em cada molécula de hemoglobina é ligado à porfirina com um átomo de ferro divalente (Fe²⁺), ligado a cada unidade de porfirina. A *clorocruorina* tem uma estrutura bastante similar, um grupo porfirínico contendo ferro associado a uma molécula de proteína. A *hemeritina*, entretanto, é bastante diferente; apesar de conter ferro, ela não tem a estrutura porfirínica. A *hemocianina* é um pigmento que contém cobre e ocorre apenas nos moluscos e artrópodes, mas, no entanto, ao lado da hemoglobina, é o pigmento respiratório mais amplamente distribuído.

Corpúsculos sangüíneos

Em alguns animais, o pigmento respiratório está dissolvido no fluido sangüíneo; em outros (tais como os vertebrados) está contido no interior de células e não contém pigmento respiratório dissolvido. A distribuição dos pigmentos respiratórios mais comuns nas células e no sangue está relacionada na tabela 2.2, que também fornece os pesos moleculares dos pigmentos em animais representativos.

Esta tabela imediatamente revela que quando os pigmentos estão no interior das células, seus pesos moleculares são relativamente baixos, variando de 20.000 a 120.000; se os pigmentos estiverem dissolvidos no plasma, os respectivos pesos moleculares são muito mais altos, de 400.000 a muitos milhões. A única exceção é a hemoglobina do inseto *Chironomus* (veja Tab. 2.2).

Tabela 2.2 Pesos moleculares e localizações (nas células ou no plasma) dos pigmentos respiratórios em vários animais.

Pigmento	Nas células		No plasma	
	Animal	Peso molecular	Animal	Peso molecular
Hemoglobina	Mamíferos	ca. 68.000 ^a	Oligoquetos	
	Aves	ca. 68.000 ^a	<i>Lumbricus</i>	2.946.000
	Peixes	ca. 68.000 ^a	Poliquetos	
	Ciclóstomos		<i>Arenicola</i>	3.000.000
	<i>Lampetra</i>	19.100	<i>Serpula</i>	3.000.000
	<i>Myxine</i>	23.100	Moluscos	
	Poliquetos		<i>Planorbis</i>	1.539.000
	<i>Notomastus</i>	36.000	Insetos	
	Equinodermos		<i>Chironomus</i>	31.400
	<i>Thyone</i>	23.600		
	Moluscos			
	<i>Arca</i>	33.600		
	Insetos			
	<i>Gastrophillus</i>	34.000		
Clorocruorina			Poliquetos	
			<i>Spirographis</i>	3.400.000
Hemeritrina	<i>Sipunculus</i>	66.000		
	<i>Phascolosoma</i>	120.000		
Hemocianina			Gastropodes	
			<i>Helix</i>	6.680.000
			Cefalópodes	
			<i>Rossia</i> (lula)	3.316.000
			<i>Octopus</i>	2.785.000
			<i>Eledone</i>	2.791.000
			Aracnídeos	
			<i>Limulus</i>	1.300.000
			Crustáceos	
			<i>Pandalus</i>	397.000
			<i>Palinurus</i>	447.000
			<i>Nephrops</i>	821.000
			<i>Homarus</i>	803.000

^a O peso molecular da hemoglobina muscular (mioglobina) é de 17.000.

As grandes moléculas de pigmentos respiratórios dissolvidas no plasma são, de fato, agregados de subunidades menores, cada uma delas capaz de se unir ao oxigênio. Esta estrutura com unidades múltiplas aumenta a quantidade total do pigmento sem aumentar o número de moléculas de proteína dissolvidas no plasma san-

guíneo. Um grande aumento no número de partículas dissolvidas aumentaria a pressão coloidosmótica plasmática que, por sua vez, influiria em muitos outros processos fisiológicos, tais como a passagem de líquido através das paredes dos capilares e a ultrafiltração (processo inicial de formação de urina no rim).

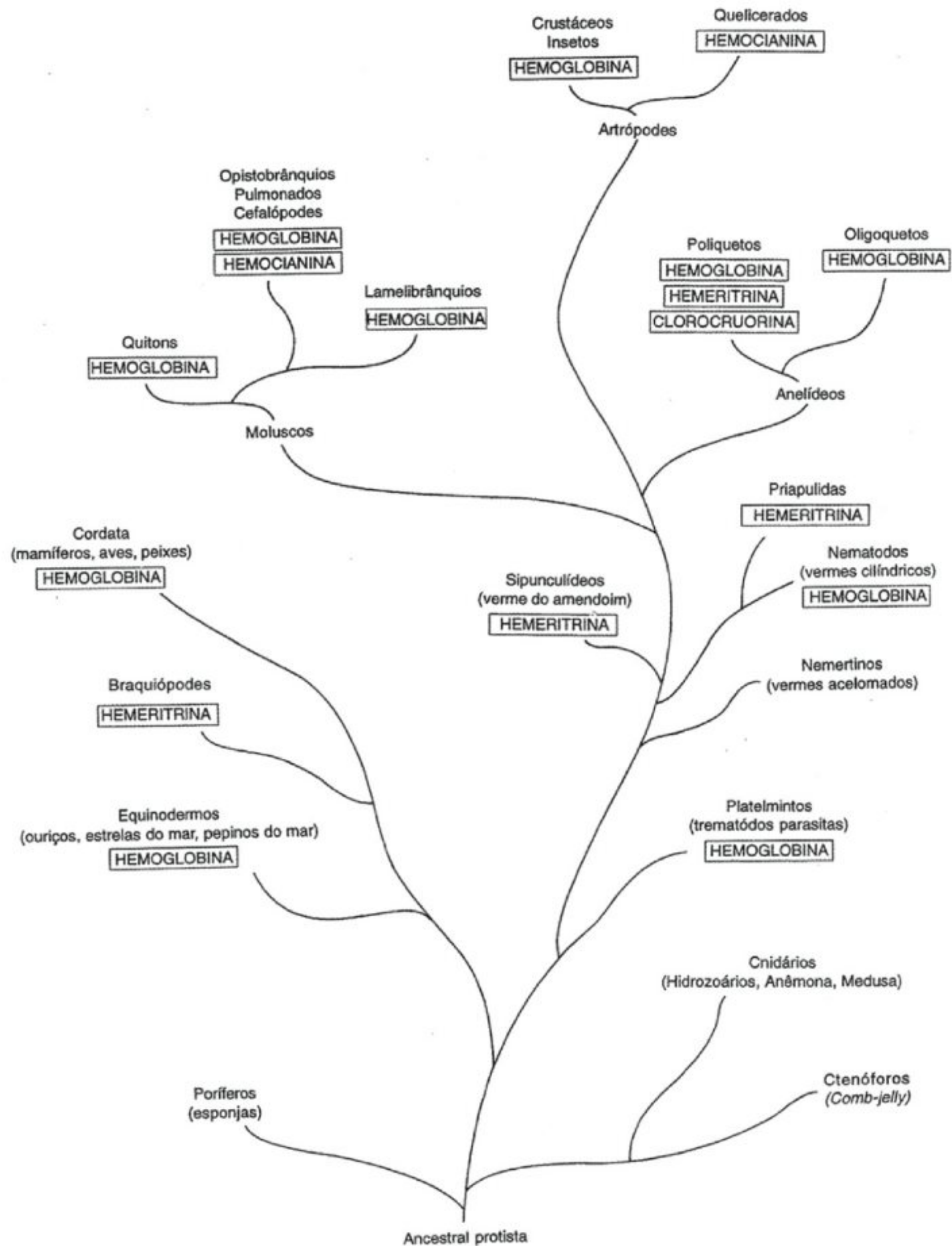


Fig. 2.1 Distribuição dos pigmentos entre vários grupos de animais. Note a ampla ocorrência da hemoglobina e da hemeritrina, comparadas com a hemocianina e a clorocruonina. Note também uma ausência geral de padrão na distribuição de qualquer um destes pigmentos (Filogenia de Brusca e Brusca, 1990).

Existem diversas vantagens em se encerrar a hemoglobina nas células. A mais importante é, provavelmente, que o ambiente químico no interior do glóbulo vermelho pode ser diferente daquele do plasma sangüíneo. A reação entre o oxigênio e a hemoglobina é muito influenciada por íons inorgânicos e também por determinados compostos orgânicos, principalmente os fosfatos orgânicos, e a hemoglobina localizada no interior das células pode estar em um ambiente isolado e bem regulado, diferente do plasma.

Tamanho e formato do glóbulo vermelho

Os glóbulos dos mamíferos são discos esféricos, ligeiramente bicôncavos. Há uma exceção: todos os membros da família dos camelos têm lóbulos vermelhos ovais. O diâmetro dos glóbulos vermelhos é característico para cada espécie, variando nos mamíferos entre 5 a 10 μm . Não existe nenhuma relação particular entre o tamanho do glóbulo vermelho e o tamanho do animal: o menor glóbulo vermelho de mamífero é encontrado num pequeno cervo asiático, mas o camundongo e o elefante têm glóbulos vermelhos aproximadamente do mesmo tamanho.

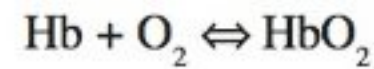
Os glóbulos vermelhos dos mamíferos não têm núcleo, embora tenham um curto período de vida de cerca de 100 dias e realizem funções metabólicas complexas. Os glóbulos vermelhos de todos os outros vertebrados – aves, répteis, anfíbios e peixes – têm núcleos e são quase que universalmente ovais. Eles freqüentemente são muito maiores que os dos mamíferos; os glóbulos vermelhos das salamandras, por exemplo, são 100 ou 200 vezes maiores em volume que o glóbulo vermelho dos mamíferos. A importância, se houver, do glóbulo vermelho nucleado versus um não-nucleado, não é compreendida. Nem é claro se o tamanho do glóbulo vermelho tem importância funcional.

Os únicos vertebrados que não possuem hemoglobina e glóbulos vermelhos são as larvas das enguias (larvas de *leptocephalus*) e alguns peixes antárticos da família *Chaenichthyidae*.

CURVAS DE DISSOCIAÇÃO DO OXIGÊNIO

A propriedade do sangue mais importante para o transporte de oxigênio é a ligação reversível do oxigênio à molécula de hemoglobina. Esta ligação pode ser

escrita como uma reação química reversível comum:



A uma alta concentração de oxigênio, a hemoglobina (Hb) se combina com o oxigênio para formar a oxiemoglobina (HbO_2) e a reação é deslocada para a direita. A uma baixa concentração, o oxigênio é liberado novamente e a reação é deslocada para a esquerda. Se a concentração de oxigênio for reduzida a zero, a hemoglobina liberará todo o oxigênio que carrega.

Cada átomo de ferro na molécula de hemoglobina liga-se a uma molécula de oxigênio e a uma alta concentração de oxigênio (ou pressão), todos os sítios de ligação disponíveis estão ocupados, a hemoglobina fica completamente saturada e não pode combinar-se mais ao oxigênio. A uma dada concentração qualquer de oxigênio há uma proporção definida entre as quantidades de hemoglobina e oxiemoglobina.

Se for plotada a quantidade de oxiemoglobina presente em cada concentração de oxigênio, será obtida uma *curva de dissociação oxigênio-hemoglobina*, que representa a dependência da reação em relação à concentração de oxigênio ou pressão parcial. Tal curva de dissociação está representada na figura 2.2. Esta curva demonstra que o sangue de pombo está completamente saturado de oxigênio (100% de HbO_2) quando a pressão parcial encontrar-se próxima ou acima de 80 a 100 mmHg (10 a 13 kPa). A uma pressão de oxigênio mais alta, a hemoglobina não capta mais oxigênio e diz-se que ela está completamente saturada. A uma pressão de oxigênio mais baixa, contudo, ela desprende oxigênio e a uma $P_{\text{O}_2} = 30$ mmHg (4,0 kPa), metade da hemoglobina está presente na forma de oxiemoglobina e a outra metade como hemoglobina. Essa pressão de oxigênio específica é referida como a *pressão de meia-saturação* (P_{50}). À medida que a pressão do oxigênio diminui progressivamente, mais oxigênio é desprendido, até que a hemoglobina fique completamente desoxigenada à pressão de oxigênio zero.

As curvas de dissociação de oxigênio de outros animais têm um formato semelhante, mas não são idênticas à representada na figura 2.2. O sangue de alguns animais tem maior afinidade pelo oxigênio (desprende oxigênio de modo mais lento) e a curva de dissociação está localizada mais à esquerda. O sangue de outros libera oxigênio mais facilmente (a afinidade com o oxigênio é menor) e a curva de dissociação está mais à direita.

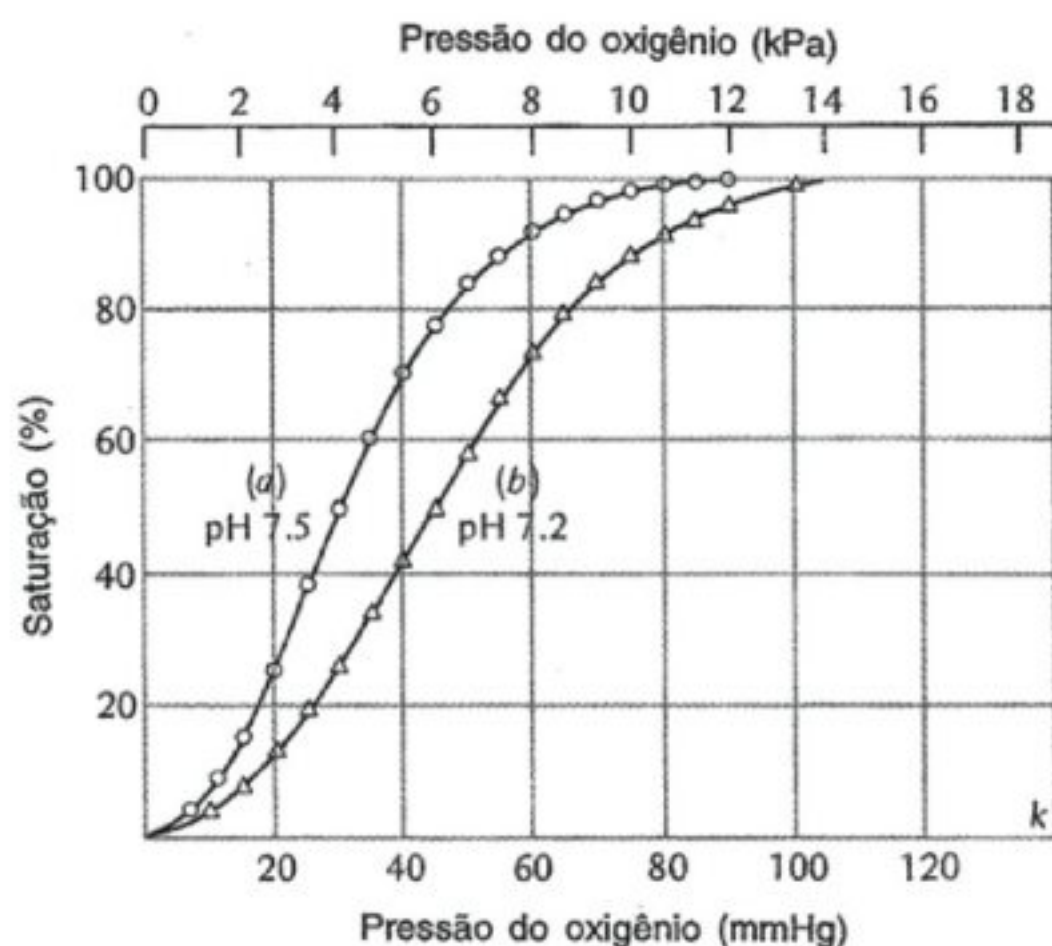


Fig. 2.2 Curva de dissociação do oxigênio para o sangue de pombo: (a) curva determinada à temperatura normal (4°C), P_{CO_2} sanguíneo (35 mm Hg) e pH (7,5) para este pássaro; (b) curva determinada depois da alteração do pH de 7,5 para 7,2 sem modificação da P_{CO_2} (Lutz e col., 1973).

A curva de dissociação de oxigênio observada para uma dada amostra de sangue é muito afetada pelas condições sob as quais as determinações são feitas. Isso ocorre porque a ligação do oxigênio à hemoglobina é influenciada por diversos fatores. Os mais importantes são:

1. Temperatura
2. pH
3. Dióxido de carbono
4. Fosfatos orgânicos
5. Íons inorgânicos, força iônica

Por causa da grande importância funcional destes fatores, são necessárias maiores informações sobre seus efeitos.

O efeito da temperatura

Se a curva de dissociação for determinada para uma amostra de sangue de mamífero à temperatura ambiente e depois à temperatura corpórea normal do animal, os resultados serão completamente diferentes. Isso ocorre porque temperaturas elevadas tornam mais fraca a ligação entre a hemoglobina e o oxigênio, causando maior dissociação. Como consequência, a uma maior tempera-

tura a hemoglobina libera o oxigênio mais rapidamente e a curva de dissociação é deslocada para a direita.

Essa ocorrência é de importância fisiológica, especialmente em animais de sangue frio, porque uma maior temperatura é normalmente acompanhada por um aumento da taxa metabólica (ou demanda de oxigênio); por isso, é vantajoso que a hemoglobina libere oxigênio mais facilmente a uma temperatura mais alta. Mesmo nos animais de sangue quente, isso pode ter alguma importância – na febre ou durante o exercício, por exemplo, quando há uma elevação na taxa de consumo de oxigênio.

O efeito do pH e do dióxido de carbono

Uma outra influência importante sobre a curva de dissociação é o pH do plasma sanguíneo. O aumento de dióxido de carbono ou outros ácidos diminui o pH plasmático e desloca a curva de dissociação para a direita (Fig. 2.2). O significado deste deslocamento é que uma alta concentração de dióxido de carbono causa maior liberação de oxigênio a uma dada pressão qualquer de oxigênio. Tal efeito é conhecido como *efeito Bohr*, nome dado a partir do fisiologista dinamarquês Christian Bohr (pai do famoso físico Niels Bohr). Nos vasos capilares teciduais, à medida que o dióxido de carbono entra no sangue, a hemoglobina libera uma quantidade maior de oxigênio que a liberada caso não houvesse o efeito do dióxido de carbono sobre a ligação. Portanto, pode-se dizer que o efeito Bohr facilita a liberação de mais oxigênio para os tecidos.

Entretanto, o efeito do dióxido de carbono não é inteiramente decorrente de seu efeito sobre o pH. Se o pH de uma amostra sanguínea for mantido constante, utilizando-se tampões adequados, um aumento no dióxido de carbono ainda assim deslocará a curva para a direita. Em outras palavras, o dióxido de carbono diminui a afinidade do oxigênio pela hemoglobina, mesmo a um pH constante. Esse efeito é causado pela ligação do dióxido de carbono diretamente com grupos amino terminais da molécula de hemoglobina (ou seja, esta ligação não ocorre no mesmo local da molécula ao qual se liga o oxigênio).

O efeito Bohr não é de igual magnitude em todos os mamíferos. Ele pode ser expressado como sendo a alteração na P_{50} que ocorre para uma variação de uma unidade de pH. Verifica-se, então, que o efeito Bohr

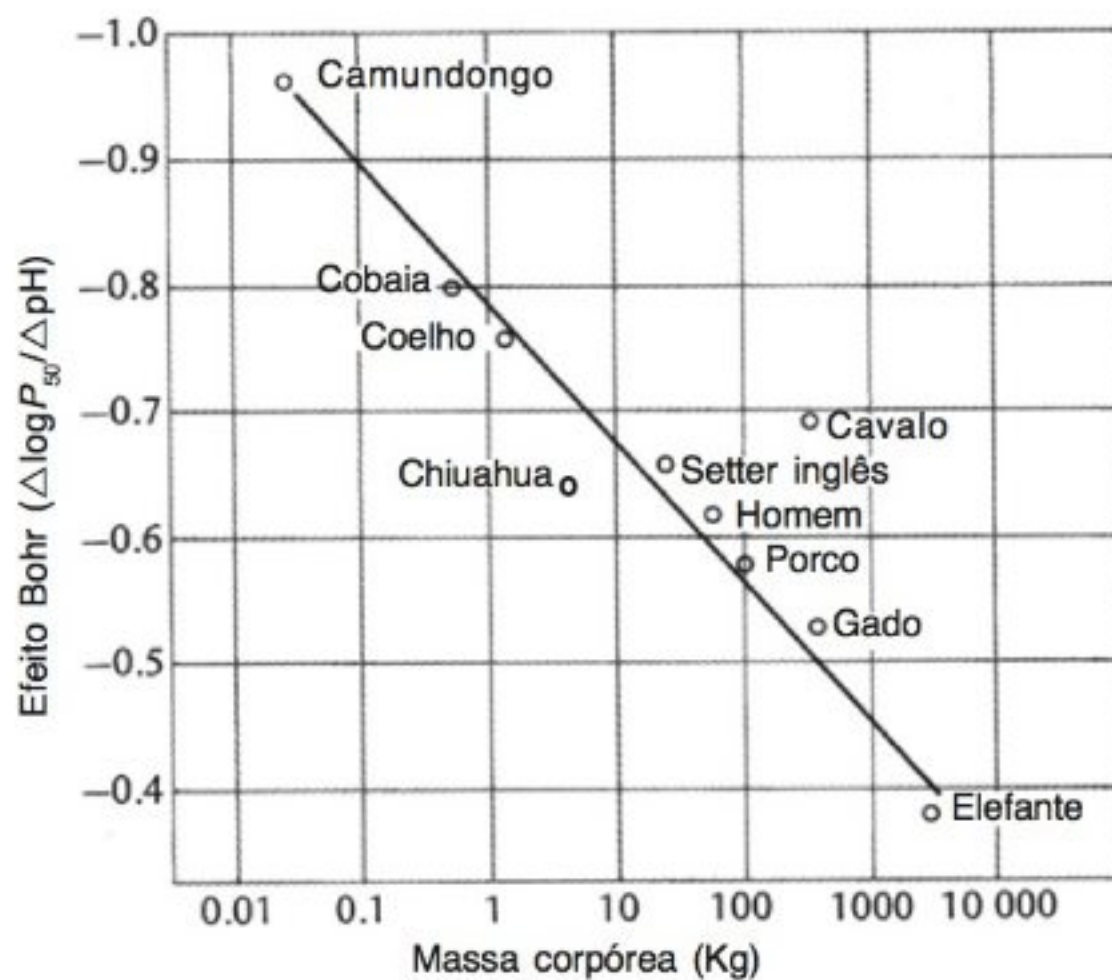


Fig. 2.3 Efeito Bohr da hemoglobina em relação ao tamanho corpóreo. A hemoglobina de pequenos mamíferos apresenta um maior efeito Bohr (ou seja, é mais sensível ao ácido) que a hemoglobina de grandes mamíferos e, por isso, pode liberar mais oxigênio a uma dada P_{O_2} (Riggs, 1960).

depende do tamanho corpóreo e que a alteração na P_{50} é maior num camundongo que num elefante (Fig. 2.3). Em outras palavras, a hemoglobina do camundongo é mais sensível ao ácido que a hemoglobina do elefante. Será observado adiante que isso é importante para a liberação de oxigênio para os tecidos de pequenos animais, que têm uma maior taxa metabólica por grama que animais maiores.

O efeito do ácido na curva de dissociação é muito mais pronunciado em alguns peixes que nos mamíferos; este efeito mais acentuado é conhecido como *efeito Root* (Fig. 2.4). A consequência mais significativa do efeito Root tem a ver com a função do sangue na secreção de oxigênio para o interior da bexiga natatória (Pelster e Weber, 1991) (Cap. 10).

A peculiaridade do efeito Root é que o sangue não está completamente saturado de oxigênio a um pH baixo, mesmo a uma alta pressão de oxigênio. Isso se explica pelo fato de que o sangue de peixes contém duas variedades de hemoglobina, uma altamente sensível a ácido e outra insensível a este. Na presença de níveis elevados de dióxido de carbono, a primeira não se combina ao oxigênio, enquanto a segunda apresenta uma curva de dissociação normal para esta variedade de hemoglobina (Gillen e Riggs, 1973).

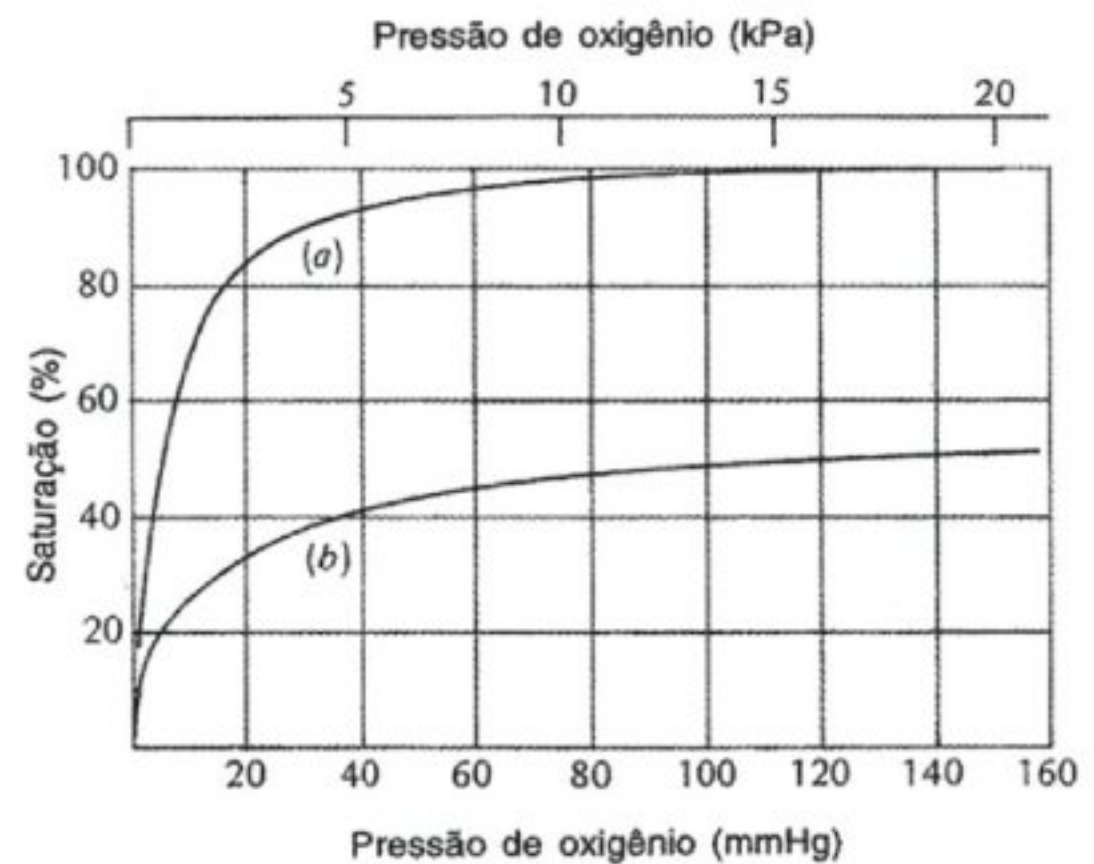


Fig. 2.4 Curvas de dissociação do oxigênio do sangue do peixe-sapo a 15°C: (a) curva do sangue total na ausência de CO_2 ; (b) curva do sangue total na presença de 25 mmHg (3,3 kPa) de CO_2 (Root e col., 1939).

Porque os peixes têm dois tipos diferentes de hemoglobinas? É fácil compreender o valor da variedade sensível ao ácido, mas por que existe outro tipo que é insensível? Não é desnecessário?

A explicação é que quando um peixe, numa situação de emergência, está realizando esforço natatório máximo, ele produz uma grande quantidade de ácido láctico. Se a presença deste ácido no sangue fizesse com que toda a hemoglobina se tornasse incapaz de se ligar ao oxigênio, o peixe simplesmente morreria asfixiado. Contudo, a presença de uma hemoglobina insensível a ácido impede tal fatalidade.

O efeito dos fosfatos orgânicos

A função do glóbulo vermelho no transporte de gases está intimamente relacionada às atividades metabólicas da própria célula e agora podemos entender muitas peculiaridades da curva de dissociação do oxigênio que anteriormente eram confusas.

O glóbulo vermelho de mamíferos não possui núcleo e durante muitos anos esta célula foi considerada nada mais que um saco inerte cheio de hemoglobina. O glóbulo vermelho, contudo, tem um metabolismo ativo de carboidratos que não apenas é essencial à viabilidade da célula, mas também regula ativamente a concen-

tração intracelular de íons, que por sua vez tem importante efeito na função celular de transporte de oxigênio. O glóbulo vermelho também tem um alto teor de trifosfato de adenosina (ATP) e um nível ainda mais alto de 2,3-difosfoglicerato (DPG).

No sangue de mamífero, o fosfato orgânico importante é o difosfoglicerato, mas outros vertebrados utilizam compostos diferentes. Nas aves, o fosfato predominante é o pentafofato de inositol e nos peixes é o trifosfato de adenosina e/ou trifosfato de guanosina.

A presença destes fosfatos orgânicos ajuda a explicar por que uma solução purificada de hemoglobina tem uma afinidade muito maior pelo oxigênio que o sangue total (a solução de hemoglobina tem uma curva de dissociação bem mais à esquerda da curva do sangue total). Se os fosfatos orgânicos, notadamente DPG, forem adicionados a uma solução de hemoglobina, sua afinidade pelo oxigênio ficará muito diminuída e se aproximará daquela das células íntegras. A diminuição é atribuível a uma combinação da hemoglobina com o DPG, que altera a afinidade pelo oxigênio (Chanutim e Cur-nish, 1967).

A descoberta do efeito do DPG explica por que, ao analisar o sangue total, são observadas muitas características da curva de dissociação que passam despercebidas quando soluções de hemoglobina são estudadas. Por exemplo, o nível de DPG do glóbulo vermelho é mais alto em indivíduos que vivem a uma altitude elevada que naqueles que vivem no nível do mar. Como consequência, há um deslocamento para a direita da curva de dissociação do oxigênio a uma altitude elevada. Este deslocamento é de conhecimento geral, mas o seu mecanismo permaneceu obscuro até que se descobriu que o nível de DPG aumenta em resposta à hipoxia (Lenfant e col., 1968).

O papel do DPG e outros fosfatos explica o fato, há muito conhecido, de que a afinidade do oxigênio do sangue armazenado num banco de sangue aumenta com o tempo, o que está relacionado a um aumento gradual no DPG durante a armazenagem. Isso também ajuda a explicar por que as hemoglobinas fetal e adulta purificadas, quando privadas de DPG, têm afinidades semelhantes ao oxigênio, apesar de o sangue fetal ter uma afinidade maior ao oxigênio. Além disso, um deslocamento para a direita da curva de dissociação materna em relação à curva de um adulto não grávido pode ago-

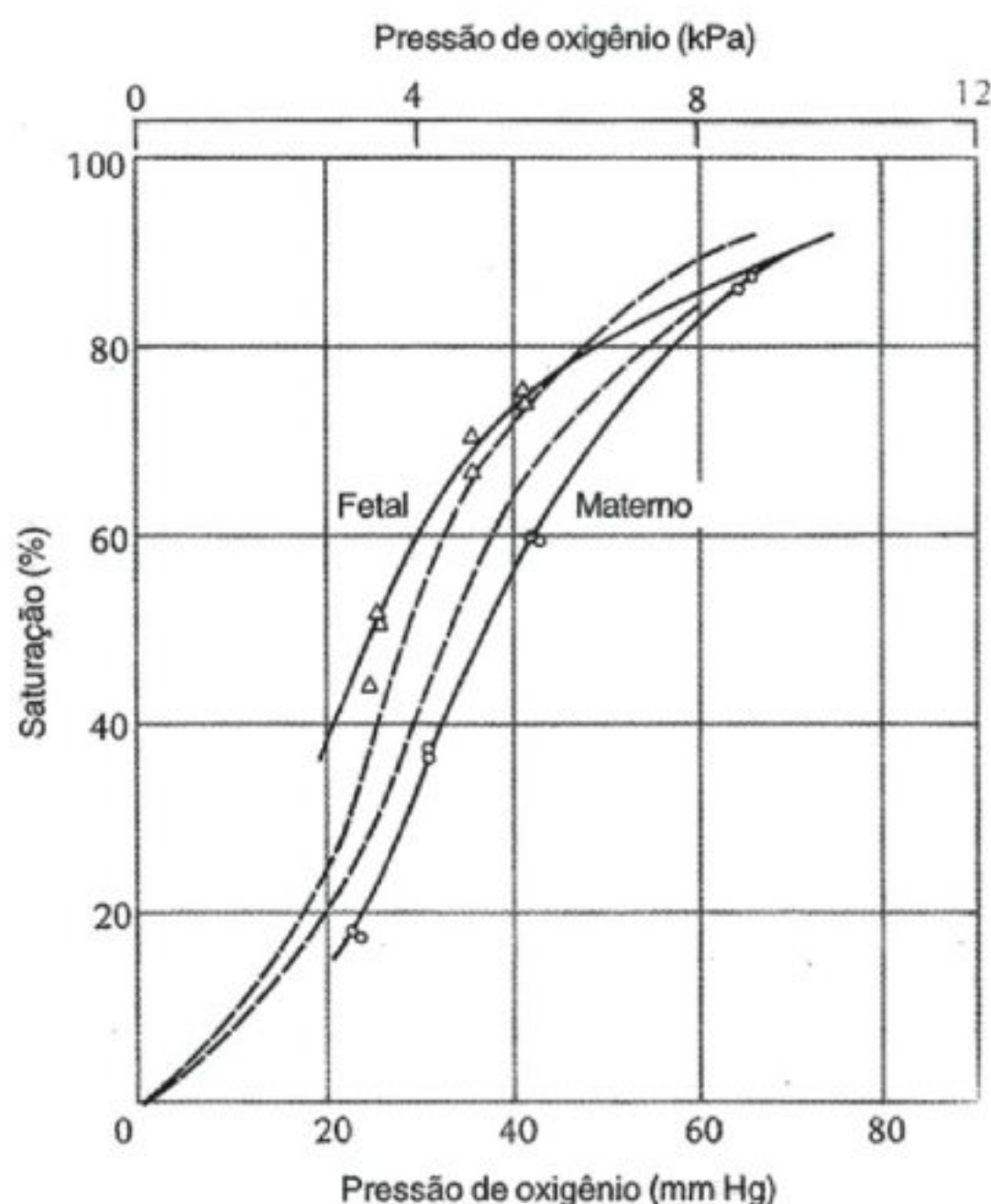


Fig. 2.5 Curvas de dissociação de oxigênio dos sangues fetal e materno da cabra. A maior afinidade pelo oxigênio do sangue fetal ajuda na transferência de oxigênio para o sangue fetal na placenta. As linhas tracejadas indicam os limites das cabras adultas não grávidas (Barcroft, 1935).

ra ser compreendido, apesar de não haver mudanças na hemoglobina de um animal durante a gravidez.

Curva de dissociação do sangue fetal

Para muitos mamíferos, inclusive o homem, a curva de dissociação do sangue fetal está localizada à esquerda daquela do sangue materno (Fig. 2.5). Isto está relacionado à maneira como o feto obtém oxigênio por difusão a partir do sangue materno. Como o sangue fetal tem uma afinidade maior pelo oxigênio que o sangue materno, ele consegue captar oxigênio mais facilmente. A uma dada pressão de oxigênio, o sangue fetal contém mais oxigênio (tem uma maior porcentagem de saturação) que o sangue materno à mesma pressão de oxigênio, o que facilita a tomada de oxigênio pelo sangue fetal na placenta. A diferença na curva de dissocia-

ção entre os sangues fetal e materno é, em parte, atribuível ao fato de a hemoglobina fetal ser ligeiramente diferente da hemoglobina materna e, em parte, a uma diferença no fosfato orgânico no interior do glóbulo vermelho. Depois do nascimento, a hemoglobina fetal desaparece gradualmente e é substituída pela hemoglobina do tipo adulto.

O deslocamento da curva de dissociação para a esquerda, de modo que o sangue capte oxigênio mais rapidamente, é observado também no embrião do pintinho e no girino de rã. A hemoglobina do girino tem maior afinidade pelo oxigênio que a hemoglobina da rã adulta e o interessante é que ela é insensível ao ácido, enquanto a hemoglobina do adulto apresenta um efeito Bohr pronunciado e é altamente sensível a ácido (Fig. 2.6).

Se for considerado o habitat normal dos girinos, imediatamente se observará o benefício: esses animais com frequência vivem em águas paradas com baixo teor de oxigênio e, às vezes, também com alto teor de dióxido de carbono. Uma alta afinidade pelo oxigênio é, portanto, outra vantagem. Como é provável que ocorra baixa concentração de oxigênio e alta concentração de dióxido de carbono simultaneamente, um efeito Bohr pronunciado seria indesejável, pois ele diminuiria a afinidade sangüínea pelo oxigênio quando uma alta afinidade é extremamente necessária.

O efeito da altitude

A baixa pressão atmosférica a uma altitude elevada significa que a pressão parcial do oxigênio é mais baixa que no nível do mar. Os animais que normalmente vivem em ambiente de relativa deficiência de oxigênio apresentam adaptações correspondentes das curvas de dissociação de oxigênio no sangue. Por exemplo, na lhama, essa curva está localizada à esquerda da faixa normal para os mamíferos (Fig. 2.7).

A lhama vive nas montanhas dos Andes na América do Sul, frequentemente acima de 5.000 m, e a alta afinidade de sua hemoglobina pelo oxigênio faz com que o sangue seja capaz de ligar-se ao oxigênio a baixas pressões. Essa adaptação à altitude é uma característica genética, pois a curva de dissociação do oxigênio de uma lhama nascida num zoológico no nível do mar apresenta a mesma elevada afinidade pelo oxigênio.

Relação semelhante foi demonstrada em outros animais: espécies nativas de altitudes elevadas têm sangue com maior afinidade pelo oxigênio. O ganso de cabeça

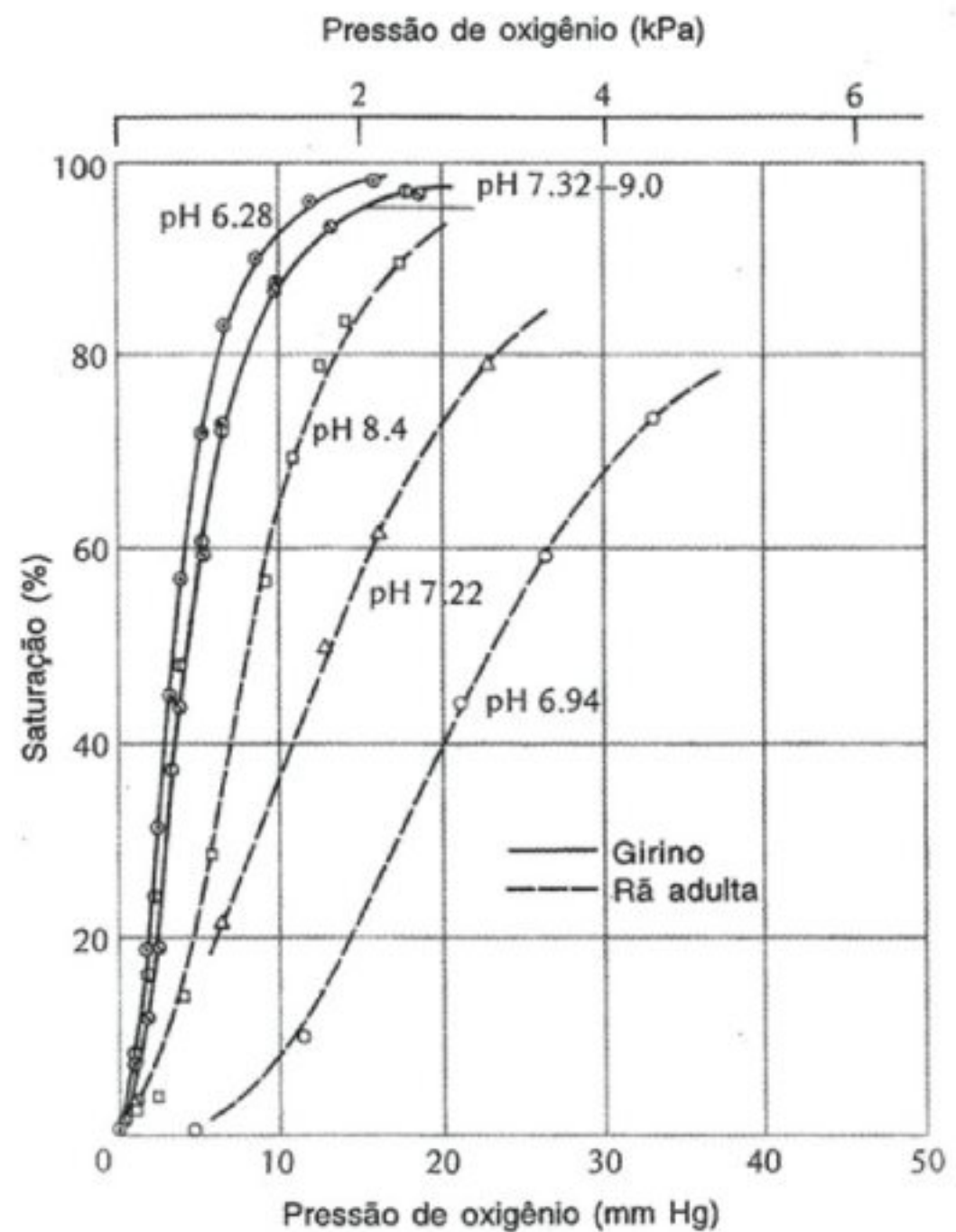


Fig. 2.6 A curva de dissociação do oxigênio do sangue do girino está localizada a esquerda daquela das rãs adultas (ou seja, o sangue do girino tem uma maior afinidade pelo oxigênio). Além disso, o sangue desse animal é quase que insensível ao ácido, enquanto o sangue da rã apresenta um pronunciado efeito Bohr (Riggs, 1951).

listrada, que é conhecido por sobrevoar as altas montanhas do Himalaia, em sua migração entre os campos de procriação na Sibéria e os campos de hibernação na Índia, tem uma P_{50} em torno de 10 mmHg mais baixa que parentes próximos proveniente de altitudes moderadas; ou seja, o sangue deles tem uma maior afinidade pelo oxigênio (Black e Tenney, 1980).

Um estudo de uma espécie de camundongo (*Peromyscus maniculatus*) forneceu resultados semelhantes. Dez diferentes subespécies, cujos habitats naturais variavam desde abaixo do nível do mar (-60 m no Vale da Morte, Califórnia) até os cumes da Serra Nevada (4.350 m), revelou uma forte correlação entre a altitude e a afinidade do sangue pelo oxigênio. Para eliminar a possibilidade de que os camundongos das grandes altitudes estivessem apenas temporariamente aclimatados à altu-

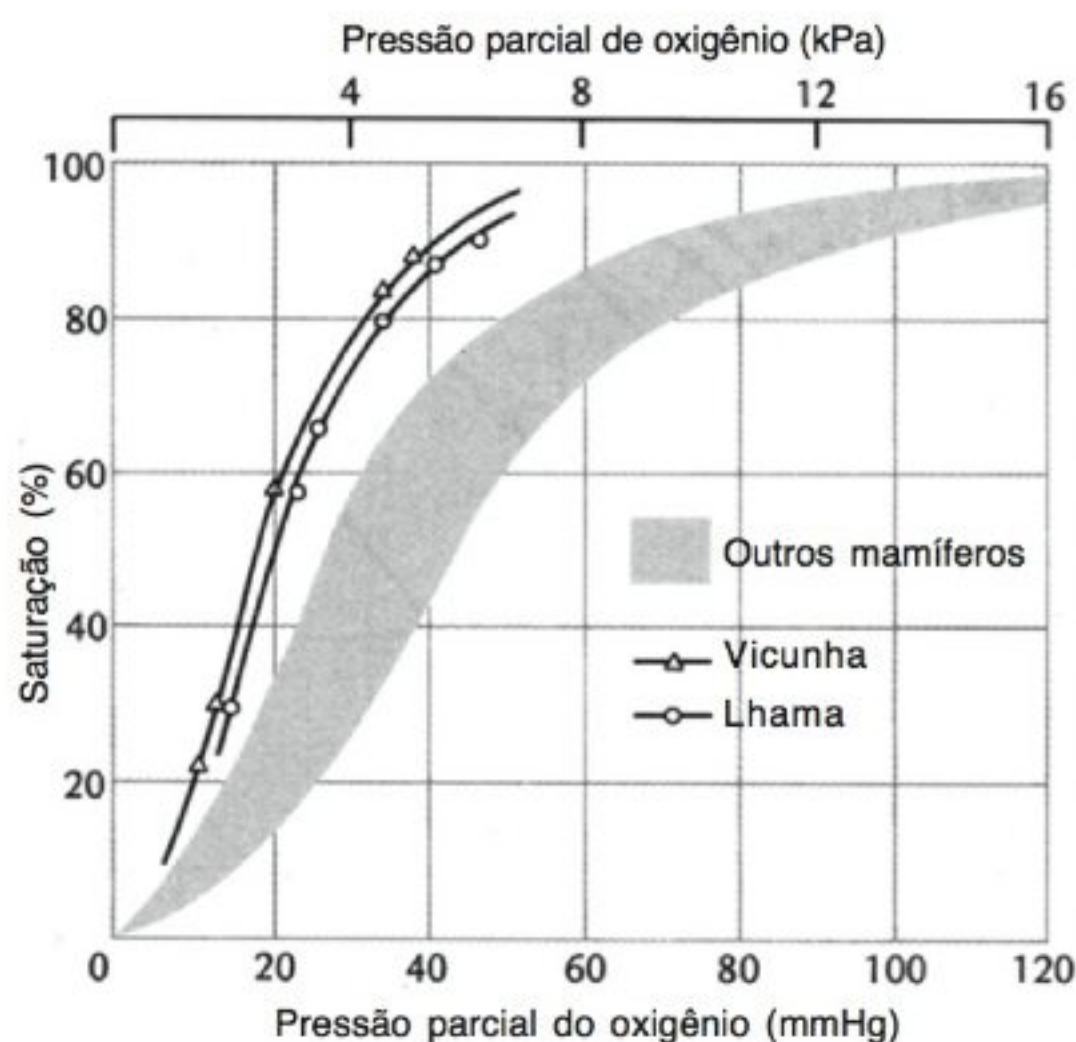


Fig. 2.7 As curvas de dissociação do oxigênio do sangue da lhama e da vicunha estão localizadas à esquerda das curvas de outros mamíferos (área sombreada). Nestes animais, a maior afinidade do sangue pelo oxigênio facilita a obtenção de oxigênio a baixa pressão atmosférica em altitudes elevadas (Hall e col., 1936).

ra, eles foram mantidos durante um período prolongado em uma altitude baixa. A diferença em relação aos animais nativos de baixa altitude persistiu. Além disso, a progênie de camundongos selvagens apresentou a mesma relação: as subespécies de altitude elevada tinham sangue com maior afinidade pelo oxigênio em relação aos animais de altitudes inferiores. O fato de a relação ter persistido nos animais da segunda geração indica que, nestes animais, a adaptação à altitude elevada está relacionada a fatores genéticos (Snyder e col., 1982).

Um indivíduo que se desloca para uma altitude elevada, gradualmente se torna mais bem adaptado à baixa pressão de oxigênio e se torna aclimatado à altitude, tendo melhor desempenho físico e mental. Contudo, a adaptação não inclui maior afinidade do sangue pelo oxigênio. Paradoxalmente, a curva de dissociação desloca-se ligeiramente para a direita com o aumento da tolerância à altitude. Isso é resultante de outras adaptações fisiológicas mais complexas (Lenfant e col., 1969).

O deslocamento da curva de dissociação para a direita no homem a uma altitude elevada (devido aos níveis aumentados de DPG) é exatamente o oposto à alteração ocorrida no sangue da lhama e de outros animais

nativos de altitudes elevadas. Isto pode ser difícil de conciliar, mas deve-se entender que a afinidade da hemoglobina pelo oxigênio é importante em dois locais diferentes do corpo: (1) quando a hemoglobina capta o oxigênio no pulmão e (2) quando ela libera o oxigênio para os tecidos.

Para a captação no pulmão, a alta afinidade pelo oxigênio (deslocamento para a esquerda) aumenta a eficácia desse processo; nos tecidos, por outro lado, a baixa afinidade pelo oxigênio (deslocamento para a direita) facilita a liberação desse gás. Parece que o deslocamento da curva de dissociação da lhama para a esquerda é principalmente uma adaptação à melhora na tomada de oxigênio a baixas pressões a uma altitude elevada. O desvio para a direita no homem, sob condições semelhantes, serve para aumentar a liberação de oxigênio para os tecidos. Assim, uma determinada curva de dissociação pode ser considerada como uma permuta entre uma desejável alta afinidade pelo oxigênio no pulmão e uma igualmente desejável baixa afinidade nos tecidos.

Os glóbulos vermelhos de vários mamíferos não apresentam de modo igual níveis altos de DPG, nem suas hemoglobinas apresentam a mesma sensibilidade ao nível de DPG. As hemácias do homem, cavalo, cão, coelho, cobaia e rato têm altos níveis de DPG e suas hemoglobinas, quando desprovidas de DPG, têm alta afinidade pelo oxigênio. Em contraste, ovelha, cabra, vaca e gato têm baixas concentrações de DPG e suas hemoglobinas interagem apenas de maneira fraca com o DPG (Bunn, 1971). Atualmente, essas diferenças são difíceis de se entender, pois não parecem seguir relações filogenéticas nem quaisquer diferenças características na biologia dos animais.

A situação parece ficar ainda mais confusa quando são consideradas as outras classes de vertebrados. O DPG parece estar ausente em outros vertebrados, exceto nos anfíbios. Aves não possuem DPG, mas em vez disso têm uma alta concentração de pentafosfato de inositol (IPP) em seus glóbulos vermelhos. O IPP parece estar ausente em todos os outros vertebrados, exceto nas tartarugas. Os peixes apresentam altas concentrações de trifosfato de adenosina (ATP), assim como cobras e lagartos, e também apresentam altas concentrações de trifosfato de guanosina (GTP), que é encontrado em baixas concentrações nos glóbulos vermelhos de todos os

vertebrados (Bartlett, 1980). Até o momento, tem sido difícil estabelecer qualquer razão plausível para esta estranha variedade, mas continua evidente que os fosfatos orgânicos são de grande importância fisiológica.

O efeito de uma deficiência relativa de oxigênio nos peixes é um exemplo no qual a resposta dos fosfatos orgânicos é claramente favorável. Quando trutas ficam expostas a um baixo teor de oxigênio na água, o conteúdo de ATP do glóbulo vermelho diminui (Tab. 2.4) e a afinidade do oxigênio no sangue aumenta de modo correspondente (ou seja, a P_{50} é diminuída). Como não há alteração na hemoglobina, o efeito pode ser atribuído à concentração alterada de ATP, que neste caso surge como uma adaptação útil.

Animais mergulhadores

Seria esperado que mamíferos mergulhadores, como as focas, que normalmente ficam expostas a uma deficiência relativa de oxigênio quando mergulham, pudessem obter vantagem se o sangue tivesse uma alta afinidade pelo oxigênio. Todavia, esse não é o caso e com um pouco de raciocínio ficará claro por que esses animais não obteriam qualquer vantagem especial dessa maneira.

Quando uma foca respira na superfície, ela inspira o ar atmosférico. A tomada de oxigênio pelo sangue no pulmão, portanto, ocorre sob circunstâncias semelhantes às daquelas de outros mamíferos e o suprimento de sangue no pulmão não requer uma afinidade pelo oxigênio especialmente alta. Durante o mergulho, a liberação de oxigênio nos tecidos (principalmente no sistema nervoso central e no músculo cardíaco) não seria auxiliada por uma alta afinidade do sangue pelo oxigênio; ao contrário, talvez uma alta afinidade da hemoglobina pelo oxigênio tenderia a impedir a liberação desse gás para os principais órgãos vitais. Desse modo, as curvas de dissociação de oxigênio de animais mergulhadores geralmente diferem um pouco daquelas de animais similares que não mergulham.

Curva de dissociação e tamanho corpóreo

Se forem comparadas as curvas de dissociação de vários mamíferos, será verificado que os grandes mamíferos apresentam curvas localizadas à esquerda e os pequenos à direita (Fig. 2.8).

Como afirmado anteriormente, as reações de satu-

Tabela 2.3 Pressão de meia-saturação (P_{50}) no sangue da truta arco-íris, aclimatada a diferentes níveis de oxigênio na água. A queda na P_{50} (ou seja, aumento da afinidade ao oxigênio) quando os níveis de oxigênio na água são mais baixos está relacionada com a queda de ATP nos glóbulos vermelhos (Tetens e Lykkeboe, 1981).

	Oxigênio na água (mmHg)		
	50	80	150
P_{50} sangüíneo (mm Hg)	16,8	21,7	24,1
ATP (mmol por litro de glóbulos vermelhos)	0,5	1,0	1,3

ração-dessaturação da hemoglobina são importantes em dois locais: no pulmão, onde o oxigênio é captado, e nos tecidos, onde o oxigênio é liberado. A figura 2.8 mostra que em todos os mamíferos o sangue encontra-se praticamente 100% saturado à pressão normal de oxigênio no pulmão desses animais, que é aproximadamente 100 mmHg (13 kPa). O sangue fica completamente saturado de oxigênio no pulmão e não há grande diferença entre as espécies a esse respeito. Portanto, será examinada a liberação de oxigênio nos tecidos.

O sangue de um mamífero pequeno libera oxigênio mais facilmente por causa de sua menor afinidade por esse gás. Normalmente, o sangue não libera todo o seu conteúdo de oxigênio nos tecidos; como uma aproximação, pode-se dizer que em média, cerca da metade da quantidade de oxigênio é liberada. Isso corresponde à meia saturação da hemoglobina (50% de oxiemoglobina e 50% de hemoglobina), que é uma maneira conveniente de descrever a posição da curva de dissociação. A pressão de oxigênio correspondente, que pode ser considerada uma pressão média de liberação, está em torno de 22,5 mmHg (3,0 kPa) para o sangue de elefante, 28 mmHg (3,7 kPa) para o sangue humano, e aproximadamente 45 mmHg (6,0 kPa) para o sangue de camundongo.

Essas diferentes pressões de liberação do sangue podem estar relacionadas à demanda metabólica de oxigênio. Os pequenos animais têm uma maior taxa de consumo de oxigênio por grama de massa corpórea que os grandes animais. Por exemplo, o consumo de oxigênio de um cavalo que pesa 700 kg é de $1,7 \mu\text{l de O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, o de um camundongo de 20 g é de $28 \mu\text{l de O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ min}^{-1}$. Ou seja, a média de consumo de oxigênio de 1 g de tecido do camundongo é de cerca de 16 vezes maior que aquela de 1 g de tecido do cavalo.

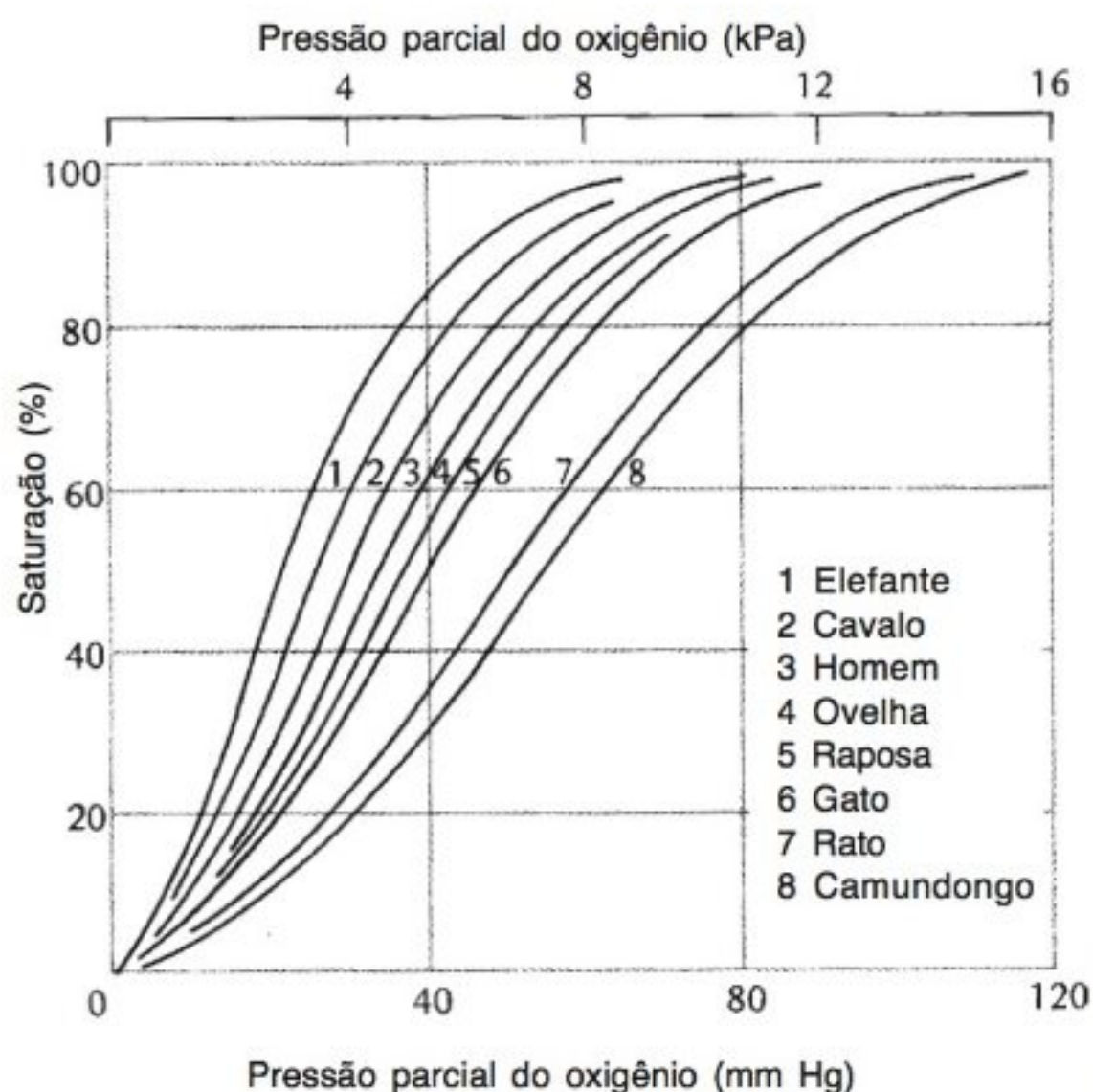


Fig. 2.8 Curvas de dissociação do oxigênio no sangue de mamíferos de vários tamanhos. A um pH e CO_2 similares, pequenos mamíferos têm uma menor afinidade pelo oxigênio. Isso ajuda na liberação de oxigênio nos tecidos a fim de sustentar o alta taxa metabólica de um animal pequeno (Schmidt-Nielsen, 1972).

Isso significa que o tecido do camundongo deve ser suprido com oxigênio a uma taxa 16 vezes maior que o tecido do cavalo e isto pode apenas ser conseguido por meio de um gradiente de difusão 16 vezes maior dos capilares sangüíneos para as células. Tal situação está simplificada na forma de um diagrama na figura 2.9. Cada capilar sangüíneo supre o tecido circundante com oxigênio, e a distância ao longo da qual o oxigênio deve difundir-se é determinada pela distância até o próximo capilar, sendo o ponto intermediário a maior distância de difusão do oxigênio. Os cavalos e camundongos têm glóbulos vermelhos aproximadamente do mesmo tamanho, portanto, seus capilares sangüíneos, também são aproximadamente de tamanhos similares, simplificando a análise. Para obtenção no camundongo de um gradiente de difusão 16 vezes maior que no cavalo, duas variáveis podem ser ajustadas. Primeiro, a distância de difusão pode ser reduzida pela diminuição da distância intercapilar (ou seja, um aumento da densidade capilar no tecido), e segundo, a pressão de liberação de oxigênio

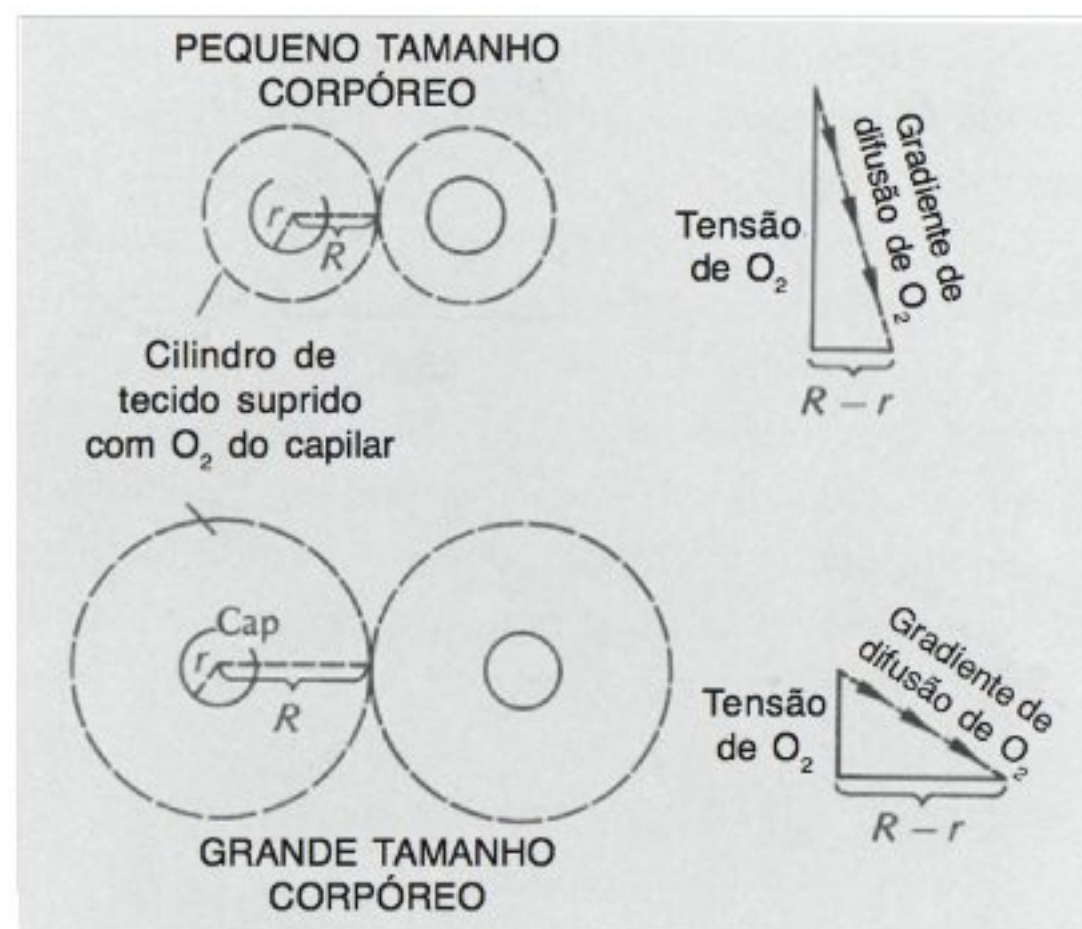


Fig. 2.9 Cada capilar sangüíneo é circundado por uma massa de tecido aproximadamente cilíndrica, que é suprida com oxigênio que se difunde do capilar. O grau de inclinação do gradiente de difusão depende do raio do cilindro de tecido (R), do raio do capilar (r) e da pressão de liberação (tensão) do oxigênio.

ção pode ser aumentada (ou seja, a curva de dissociação deslocada para a direita).

A densidade capilar é de fato maior no animal pequeno. Num camundongo, por exemplo, uma secção transversal de 1 mm^2 de um músculo pode conter aproximadamente 2.000 capilares; uma secção transversal de 1 mm^2 de um músculo de cavalo contém menos que 1.000 capilares (Schmidt-Nielsen e Pennycuik, 1961). A figura 2.8 mostra que a pressão de liberação (P_{50}) do sangue de camundongo é cerca de 2,5 vezes maior que a do sangue de cavalo. Portanto, pode-se concluir que a taxa metabólica maior no camundongo e o elevado gradiente de difusão de oxigênio do capilar sangüíneo para as células do tecido são sustentados pela combinação de uma distância de difusão reduzida e uma maior pressão de liberação do oxigênio.

Apesar de a afinidade do oxigênio do sangue de pequenos mamíferos tender a ser menor que em grandes mamíferos, deve ser lembrado que o tamanho corpóreo é apenas um dos fatores que afetam o sistema de transporte de oxigênio. Existem vários desvios da tendência geral (Bartels, 1980). Como foi tratado anteriormente, animais provenientes de altitudes elevadas tendem, como um grupo, a ter maior afinidade pelo oxigênio (mas dentro do grupo, há uma diminuição de acor-

do com o tamanho); animais que se entocam, e frequentemente encontram níveis baixos de oxigênio, apresentam, de forma similar, uma elevada afinidade; e ainda existem desvios dos padrões normais que simplesmente não se consegue explicar.

Função respiratória do sangue de peixe

Quando comparada a afinidade do sangue pelo oxigênio de vários peixes, imediatamente nos deparamos com alguns problemas difíceis de resolver. Por exemplo, a que temperatura a comparação deveria ser feita? Se compararmos o sangue de dois peixes diferentes, eles deveriam ser examinados à mesma temperatura ou à temperatura na qual cada peixe vive normalmente? A pergunta não é fácil de ser respondida caso sejam comparados um peixe tropical e um ártico, mas com peixes de habitats semelhantes podem ser utilizadas temperaturas idênticas.

As curvas de dissociação da hemoglobina de peixes apresentam uma ampla variação na afinidade pelo oxigênio, com diferenças características relacionadas às atividades desses animais (Hall e McCutcheon, 1938). A cavalinha, um peixe ativo de rápida natação e que normalmente se move em água bem oxigenada, tem uma curva de dissociação à direita das dos outros peixes. Isto está de acordo com o que foi aprendido um pouco antes: uma baixa afinidade pelo oxigênio facilita a liberação deste gás junto aos tecidos e numa água bem arejada o sangue arterial estará ainda 100% saturado.

O peixe-sapo, cuja curva situa-se no extremo esquerdo, é um peixe de movimentação lenta e vive normalmente no fundo, junto ao substrato (Randall, 1970). É frequentemente encontrado em água bem menos oxigenada e é muito tolerante à privação de oxigênio. A hemoglobina do peixe-sapo, tem afinidade particularmente alta pelo oxigênio, o que está de acordo, tanto com o ambiente no qual o peixe normalmente vive, como com sua taxa metabólica relativamente baixa. As demandas impostas ao mecanismo de tomada são, aparentemente, mais importantes que a liberação junto aos tecidos.

Curvas de dissociação de pigmentos respiratórios de invertebrados

Anteriormente foi visto (Fig. 2.1) que os invertebrados apresentam uma variedade de pigmentos respiratórios. Em muitos, a afinidade pelo oxigênio é muito alta

e a curva de dissociação está localizada à esquerda no sistema usual de coordenadas. A hemoglobina do molusco bivalve, *Phacoides*, por exemplo, tem uma P_{50} de oxigênio de cerca de 0,2 mmHg (27 Pa) (Read, 1962).

A hemoglobina da larva de *Chironomus* também tem uma afinidade extremamente alta pelo oxigênio. A curva de dissociação é influenciada pela temperatura e pH, e dentro de uma variação de temperatura de 5 a 24°C a P_{50} oscila de 0,1 a 0,6 mmHg (0,013 a 0,08 kPa). Para os padrões dos mamíferos, essa é uma afinidade extremamente elevada pelo oxigênio. De modo característico, estes animais vivem em ambientes que podem periodicamente apresentar concentrações muito baixas de oxigênio e parece que suas hemoglobinas são importantes, principalmente quando há falta de oxigênio.

Esta sugestão é ainda apoiada pelo fato de que os invertebrados que possuem hemoglobina, frequentemente apresentam concentrações do pigmento muito mais altas quando mantidos em água com baixos teores de oxigênio. Um exemplo disso está ilustrado na figura 2.10, que mostra que *Daphnia*, um pequeno crustáceo planctônico de água doce, apresenta concentrações de hemoglobina relativamente altas em água com baixos teores de oxigênio. Isso tem um importante efeito na sobrevivência desse animal na água pobre em oxigênio. A sobrevivência está diretamente relacionada à concentração de hemoglobina: os animais com concentração de hemoglobina alta sobrevivem na água onde *Daphnia* com baixas concentrações de hemoglobina morre por falta de oxigênio. O mesmo acontece com o camarão de água salgada (*Artemia*), as larvas de *Chironomus* e muitos outros.

Hemeritina

A hemeritina difere quimicamente da hemoglobina por não conter o grupo porfirina. Este é encontrado apenas em algumas formas marinhas (ver Tab. 2.2), que revela uma interessante relação entre a afinidade pelo oxigênio e as condições ecológicas sob as quais os animais normalmente vivem.

Os dois sipunculídeos, *Dendrostomum* e *Siphonostoma*, têm hemeritina no sangue e no fluido celômico. Em *Dendrostomum*, os tentáculos ao redor da boca são ricamente supridos de sangue; eles são mantidos acima da superfície da areia na qual o animal vive e têm funções respiratórias.

De modo característico, no *Dendrostomum* a afini-

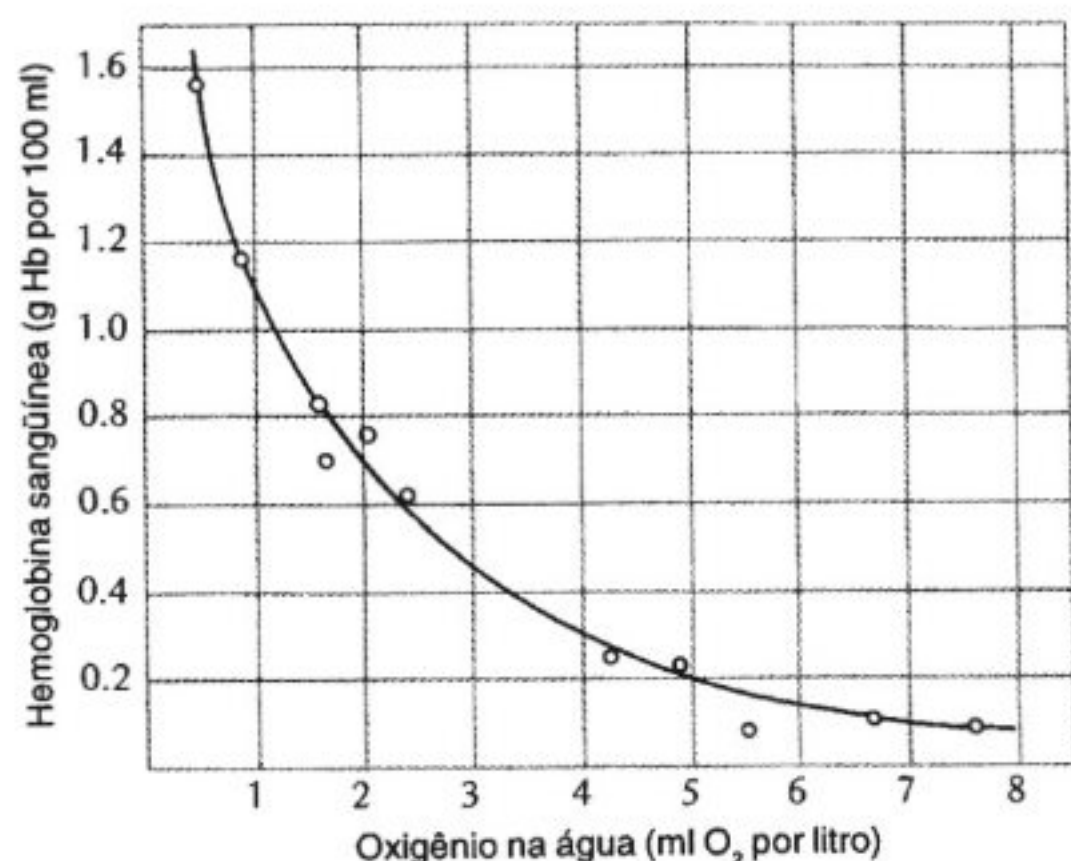


Fig. 2.10 *Daphnia*, quando mantida em água comum baixo teor de oxigênio, produz concentrações progressivamente elevadas de hemoglobina. Isso a ajuda sobreviver em água deficiente em oxigênio que é letal para as daphnias que não possuem hemoglobina (Kobayashi e Hoshi, 1982).

dade pelo oxigênio do fluido celômico é mais alta que a do sangue (Fig. 2.11). Isto significa que o oxigênio obtido pelo sangue no órgão respiratório é imediatamente transferido para o pigmento do fluido celômico.

No *Siphonosoma*, o sangue e o fluido celômico não diferem muito; de fato, o sangue tem uma afinidade pelo oxigênio ligeiramente mais alta. Isto está de acordo com os hábitos do verme: os tentáculos bucais são usados para a alimentação, mas não para a respiração; ele permanece bem no fundo de sua toca, abaixo da superfície da lama, e o oxigênio é obtido através da superfície corpórea não especializada. Assim, o sangue e o fluido celômico têm afinidades similarmente altas pelo oxigênio.

Uma relação semelhante da afinidade de oxigênio de dois pigmentos diferentes é observada no molusco *Cryptochiton*. O sangue deste animal contém hemocianina e o músculo de sua língua contém mioglobina. O sangue tem uma afinidade relativamente baixa pelo oxigênio e a mioglobina tem uma afinidade alta por este gás (Fig. 2.12). Esta situação é totalmente análoga à encontrada nos vertebrados. Nestes, o oxigênio é transferido da hemoglobina sanguínea para a hemoglobina muscular (mioglobina), que tem uma afinidade muito maior pelo oxigênio e uma curva de dissociação bastante deslocada para a esquerda, com uma P_{50} de aproximadamente 0,5 mmHg (0,07 kPa).

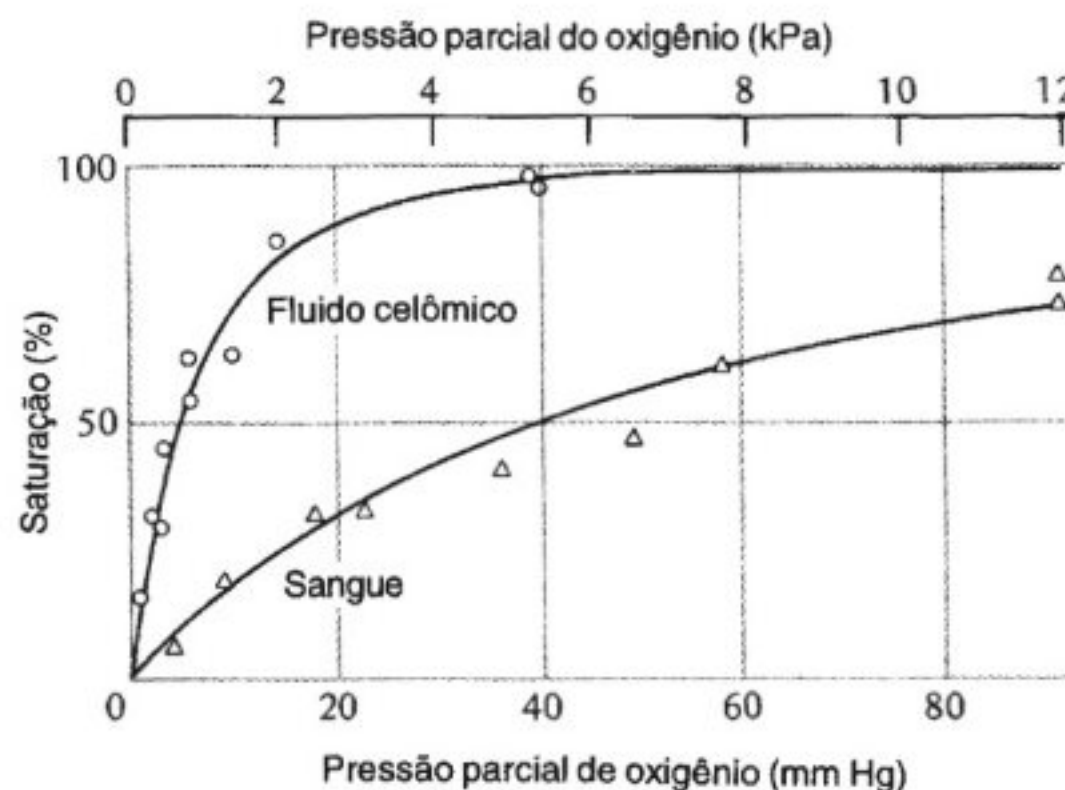


Fig. 2.11 Curvas de dissociação do oxigênio para hemeritina do sangue e fluido celômico do sipunculídeo *Dendrostomum zosterocolum* (Manwell, 1960).

DIFUSÃO FACILITADA

É fácil observar que a hemoglobina carregada no sangue melhora muito o transporte de oxigênio para os tecidos. No entanto, a hemoglobina não ocorre somente no sangue, mas também em vários tecidos, e nos animais superiores está principalmente presente nos músculos. Pode esta hemoglobina (denominada mioglobina) contida no interior das células e removida da circulação, ter alguma função?

Uma maior capacidade de oxigênio dos tecidos pode amenizar pequenas flutuações quando ocorrem rápidas elevações na demanda de oxigênio. Por exemplo, durante a contração muscular, o fluxo sanguíneo para um dado músculo pode ser reduzido, ou momentaneamente interrompido, devido à compressão mecânica dos vasos sanguíneos pelo músculo em contração. Nesta situação, a mioglobina libera oxigênio e age dessa forma como uma reserva temporária de oxigênio (Millikan, 1937). É improvável, contudo, que as contrações musculares normalmente causem completa interrupção do fluxo sanguíneo. Pelo contrário, a circulação nos músculos em atividade é sempre muito aumentada.

A descoberta de que a hemoglobina acelera bastante a taxa de difusão de oxigênio explica a presença da hemoglobina no músculo, assim como sua ampla ocor-

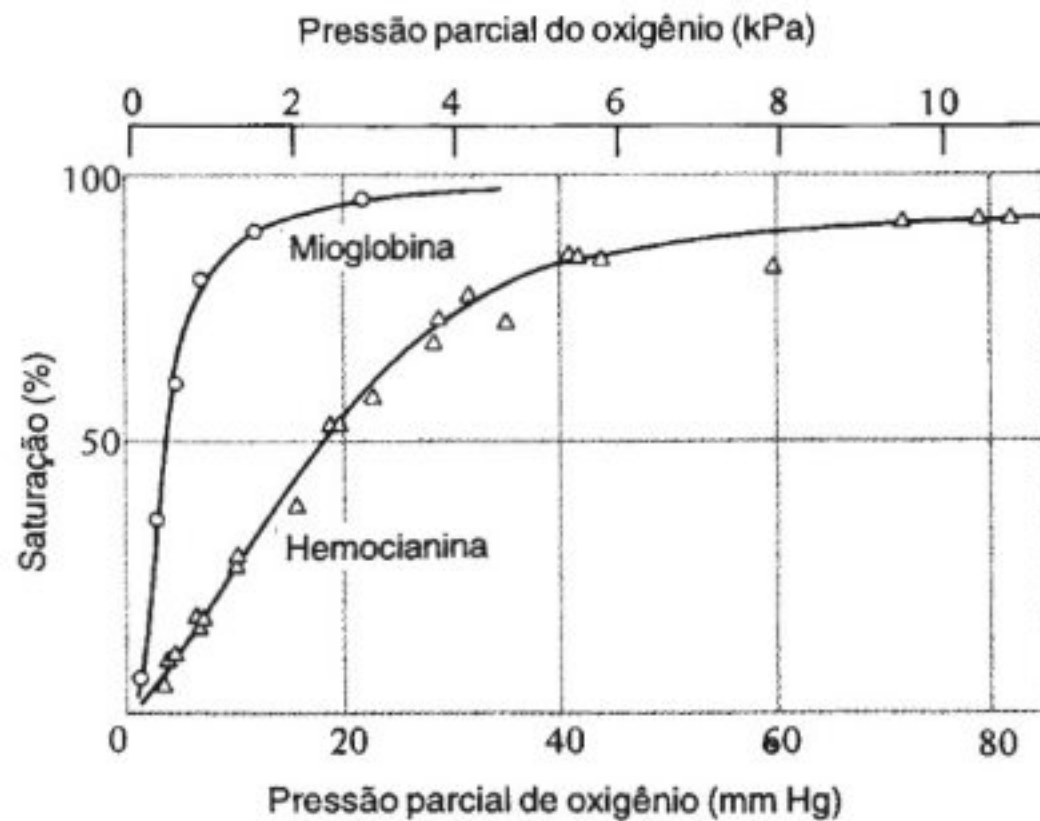


Fig. 2.12 Curvas de dissociação do oxigênio da hemocianina (do sangue) e mioglobina (do músculo radular) do molusco *Cryptochiton* (Manwell, 1958).

rência nos animais que vivem em ambientes que, ao menos periodicamente, apresentam baixas tensões de oxigênio. Alguns desses animais estão mencionados na tabela 2.2 e é provável que também desfrutem das vantagens da *difusão facilitada* ou acelerada de oxigênio.

Scholander (1960) descobriu que apesar de o nitrogênio difundir-se em uma solução de hemoglobina um pouco mais lentamente que na água, a taxa de transferência de oxigênio numa solução de hemoglobina é muito mais rápida que na água.

Scholander realizou a seguinte experiência. A solução a ser testada (solução de hemoglobina, plasma sanguíneo ou água) foi absorvida numa membrana altamente porosa. Em seguida, um dos lados desta membrana foi exposto ao ar atmosférico e o outro ao vácuo. Então, tanto o oxigênio quanto o nitrogênio se difundiriam a partir do ar para o vácuo, através da membrana. Se a membrana contivesse água ou plasma sanguíneo, a razão entre a quantidade de oxigênio e nitrogênio que se difundiriam através da camada líquida seria aproximadamente 0,5. (Esta razão específica poderia ser predita e ocorre porque o ar contém cerca de quatro vezes

mais nitrogênio que oxigênio, mas o nitrogênio apresenta apenas a metade da solubilidade do oxigênio.)

Se a pressão do ar acima da membrana fosse diminuída para 0,5 atm, somente a metade do ar se difundiria através do vácuo por unidade de tempo, mas a razão entre os dois gases permaneceria constante a 0,5 volume de oxigênio por volume de nitrogênio (Fig. 2.13). Se o plasma fosse substituído por uma solução de hemoglobina, contendo tanta hemoglobina quanto o sangue normal, obtida pela ruptura dos glóbulos vermelhos com ultra-som (hemólise), a razão entre as difusões de oxigênio e nitrogênio se aproximaria de 1. Isto significa que, em relação ao nitrogênio, a difusão do oxigênio foi acelerada na presença de hemoglobina. Com uma maior diminuição da pressão na câmara de ar, a razão progressivamente favoreceu o oxigênio em relação ao nitrogênio, até ter indicado que a difusão de oxigênio foi acelerada aproximadamente oito vezes mais em relação à sua difusão na ausência de hemoglobina.

A difusão facilitada está associada à habilidade da hemoglobina em ligar-se reversivelmente ao oxigênio. A hemoglobina transformada em metemoglobina (obtida pela oxidação do ferro divalente em trivalente) não pode mais se ligar ao oxigênio e uma solução de metemoglobina não causa qualquer facilitação da difusão do oxigênio. Contudo, a mioglobina e várias hemoglobinas de vertebrados, assim como de invertebrados, apresentam difusão facilitada.

Um aspecto importante da difusão facilitada é que uma maior difusão ocorre somente quando a pressão de oxigênio na extremidade descendente da trajetória de difusão encontra-se próxima de zero.

Outros pigmentos respiratórios, como a hemocianina, também facilitam a difusão? Não. Isto parece estar relacionado ao grande peso molecular da hemocianina (vários milhões), que reduz muito a motilidade da molécula em solução. Apesar de o mecanismo exato de transferência de oxigênio não ser ainda muito bem entendido, parece que a motilidade térmica normal das moléculas de hemoglobina em solução tem um papel importante. Se esta motilidade ficar mais lenta (p. ex., pela adição de gelatina na solução de hemoglobina), a facilitação é reduzida. A mioglobina, que tem um peso molecular menor (17.000) que a hemoglobina (68.000), apresenta uma maior facilitação, aproximadamente na proporção inversa à raiz quadrada dos pesos moleculares

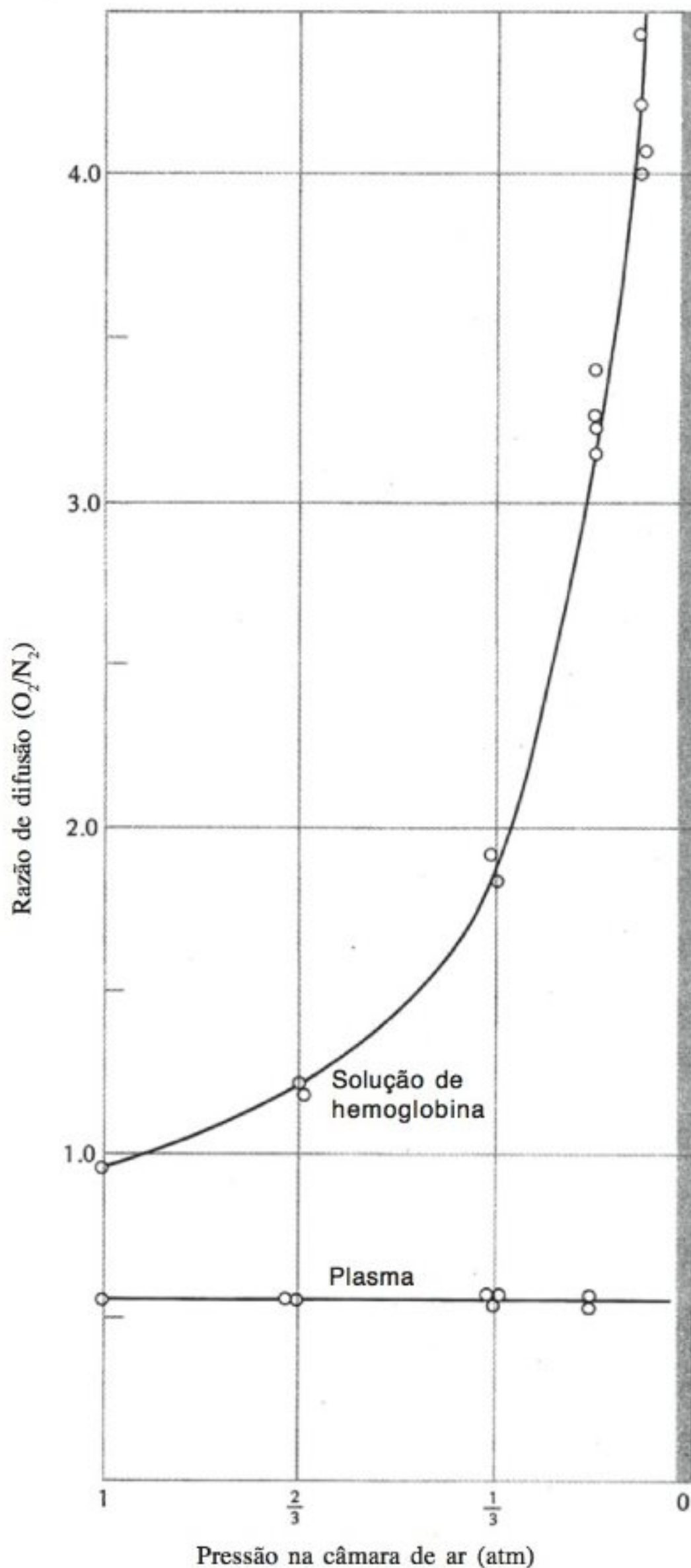


Fig. 2.13 A difusão do oxigênio e do nitrogênio a partir do ar para o vácuo através de uma camada de plasma sanguíneo ocorre a razão constante de 0,5. Em uma solução de hemoglobina a razão relativa da taxa de difusão de oxigênio é maior e aumenta com a diminuição da pressão. A área sombreada à direita indica a pressão de vapor de água, idêntica dos dois lados da membrana. Para explicação complementar, leia o texto (Scholander, 1960).

dos dois pigmentos. Isto indica que a diferença observada resulta da motilidade térmica do pigmento em solução (Hemmingsen, 1965).

As principais características da difusão facilitada de oxigênio em soluções de hemoglobina podem ser resumidas da seguinte maneira: (1) a difusão líquida de oxigênio é acelerada quando a pressão de saída é baixa; (2) a transferência é igual à soma da difusão simples com a melhoria atribuída ao pigmento; (3) a facilitação aumenta com a concentração crescente de hemoglobina; e (4) a taxa de transferência é inversamente proporcional à raiz quadrada do peso molecular do pigmento, de modo que uma pequena molécula de hemoglobina promove uma maior facilitação.

Implicações fisiológicas

Nos vertebrados, a hemoglobina está presente em alta concentração, principalmente nos glóbulos vermelhos e secundariamente nos músculos vermelhos. É discutível se a difusão facilitada tenha muita importância nos eritrócitos, pois a facilitação requer uma pressão de oxigênio próxima de zero na extremidade receptora do processo de difusão. Os glóbulos vermelhos, que devido ao seu tamanho reduzido já têm uma distância de difusão muito curta, são raramente, ou nunca, expostos a pressões de oxigênio próximas de zero, exceto nos capilares sanguíneos de músculos com atividade intensa.

Para a mioglobina, a situação é diferente. A uma certa distância de um capilar sanguíneo, a tensão de oxigênio num músculo em atividade pode facilmente se aproximar de zero. Isso estabelece uma situação ideal para a difusão facilitada na qual a tensão de oxigênio no capilar encontra-se entre a tensão arterial e venosa, e no tecido (extremidade receptora do processo de difusão), próxima a zero. Uma difusão facilitada aumentada em muitas vezes, tal como foi observada em experiências em laboratório, seria realmente importante para melhorar o suprimento de oxigênio junto ao músculo. Experimentos com músculo do peito de pombo confirmam que a mioglobina pode transportar uma fração significativa do oxigênio consumido pelo músculo (Wittenberg e col., 1975).

No presente, parece particularmente notável que os organismos invertebrados que possuem hemoglobina, frequentemente vivem em ambientes que, pelo menos às vezes, apresentam baixas tensões de oxigênio. Quan-

do o fornecimento de oxigênio é precário, a tensão de oxigênio nos tecidos é particularmente baixa e a facilitação passa a ser de suma importância. A hemoglobina é especialmente importante para esses animais, e muitos deles adaptam-se à exposição prolongada à falta de oxigênio, aumentando a quantidade de hemoglobina em seu organismo. Parece que o principal papel da hemoglobina nesses animais é o de facilitar a difusão de oxigênio.

Realmente, alguns nematóides parasitas dos intestinos da ovelha respiram ativamente a taxas consideravelmente mais altas que a taxa máxima calculada de entrada de oxigênio por difusão na ausência da facilitação (Rogers, 1949). Contudo, estes animais possuem hemoglobina intracelular altamente concentrada, que serviria para aumentar a taxa de difusão de oxigênio a uma pressão parcial muito baixa no intestino de seu hospedeiro.

O papel da hemoglobina nos vegetais tem sido assunto de muita especulação, mas, presentemente, encontra-se razoavelmente esclarecido (Fuchsman, 1992). Os vegetais que fixam nitrogênio, tais como a soja e o trevo, apresentam pequenos nódulos nas raízes, contendo bactérias que utilizam o nitrogênio atmosférico para formar compostos nitrogenados (fixação de nitrogênio). Esses nódulos contêm uma hemoglobina, chamada legu-hemoglobina, necessária para a fixação do nitrogênio. Esta molécula tem uma afinidade muito alta pelo oxigênio ($P_{50} = 0,04$ mmHg, 0,005 kPa) e o fluxo de oxigênio ligado à legu-hemoglobina excede o fluxo de oxigênio dissolvido de 10.000 a 100.000 vezes. O oxigênio liberado promove a formação de ATP, que é consumido no complexo processo de redução, implicado na fixação do nitrogênio (Wittenberg, 1977).

Implicações evolutivas

É curioso que uma molécula tão complexa como a hemoglobina ocorra tão amplamente, ainda que de forma tão dispersa e esporádica. Além de estar quase que universalmente presente nos vertebrados, a hemoglobina ocorre aqui e ali num número grande de filos animais, incluindo os protozoários, além de vegetais e bactérias. Frequentemente, é encontrada em apenas uma ou poucas espécies dentro de um grande filo; às vezes, num

parasita e não em um parente seu de vida livre, e assim por diante. Contudo, uma vez estabelecida a vantagem da hemoglobina no processo de difusão facilitada, a sua distribuição peculiar é mais fácil de ser entendida.

A estrutura básica do componente heme da molécula de hemoglobina é um núcleo de porfirina, que está universalmente presente em vegetais e animais como parte das enzimas celulares que pertencem ao sistema citocrômico. Alterações bioquímicas relativamente pequenas podem transformar esta matéria prima num pigmento do tipo hemoglobina que se liga reversivelmente ao oxigênio. Para que tais mutações sejam permanentemente estabelecidas é necessário algum benefício evolutivo adequado que favoreça sua manutenção.

A vantagem mais óbvia e imediata da hemoglobina é a melhoria na liberação de oxigênio devido à difusão facilitada. Uma vez estabelecida a síntese de hemoglobina, a posterior melhoria no transporte de oxigênio pode ser conseguida pela combinação de um transporte convectivo (ou seja, sangue e sistema circulatório).

O estabelecimento de um sistema circulatório completo é uma alteração complexa que requereria não somente modificações bioquímicas relativamente menores na porfirina, mas também alterações fisiológicas e morfológicas complexas em todo o organismo. Tais mudanças drásticas são possíveis, é claro, mas dificilmente podem ser conseguidas por meio de um único evento ou por meio de poucos passos intermediários. Em contraste, uma ocorrência inicial da hemoglobina em qualquer tecido fornece imediatamente ao organismo a melhoria da transferência de oxigênio decorrente da difusão facilitada, resultando numa vantagem seletiva para sua manutenção. Um passo posterior seria o de permitir que esta hemoglobina entrasse no já existente sistema sangüíneo, aumentando, assim, a liberação de oxigênio pelo processo de convecção.

A partir dessa sequência de eventos hipotéticos, temos que: a ocorrência dispersa da hemoglobina é atribuída à presença universal de compostos de ferro e porfirina; que a difusão facilitada é o principal impulso à manutenção do mecanismo bioquímico para a síntese de hemoglobina; e que a adição de hemoglobina a um sistema convectivo preexistente torna-se um passo posterior lógico na história evolutiva.

TRANSPORTE DE DIÓXIDO DE CARBONO NO SANGUE

Quando o sangue passa pelos tecidos e libera oxigênio, ele capta simultaneamente dióxido de carbono; quando passa pelos pulmões, acontece o inverso. Examinemos os eventos no pulmão, quando ocorre a liberação de dióxido de carbono.

O sangue venoso de um mamífero, quando alcança os pulmões, contém aproximadamente 550 cm³ de CO₂ por litro de sangue e tem uma tensão de dióxido de carbono de aproximadamente 46 mmHg (6,1 kPa). Quando o sangue deixa os pulmões, contém cerca de 500 cm³ de CO₂ por litro de sangue a uma tensão de aproximadamente 40 mmHg. Assim, o sangue libera somente uma pequena parcela da quantidade total de dióxido de carbono presente, sendo a diferença arteriovenosa aproximadamente 50 ml de CO₂ por litro de sangue. Para entender o transporte de dióxido de carbono, é preciso conhecer melhor este gás e seu comportamento em solução.

A quantidade total de dióxido de carbono transportada no sangue excede muito a quantidade que estaria dissolvida na água à mesma tensão deste gás no sangue. Isso acontece porque a maior parte do dióxido de carbono encontra-se combinado quimicamente e não sob a forma gasosa, dissolvido livremente. Os dois compostos mais importantes são (1) os íons bicarbonato e (2) uma combinação de dióxido de carbono com hemoglobina. (Observe que o dióxido de carbono liga-se aos grupos amino terminais da molécula de proteína e não ao sítio de ligação do oxigênio.)

Quando o dióxido de carbono é dissolvido na água, ele se combina com esta para formar ácido carbônico (H₂CO₃). Essa reação pode ser descrita como se segue:



O H₂CO₃ dissocia-se como um ácido em íon hidrogênio e íon bicarbonato (HCO₃⁻). O ácido carbônico (H₂CO₃) age como um ácido muito fraco, com uma constante de dissociação aparente de 8,0 × 10⁻⁷ a 37°C (pK = 6,1).^{*} A posterior dissociação do íon bicarbonato em um íon hidrogênio adicional e íon carbonato (CO₃²⁻) é incluída para completar as reações, mas considerando-se o pH dos organismos vivos, a quantidade de íon car-

bonato presente é minúscula e pode ser normalmente desprezada.

No pH normal do sangue de mamíferos, a maior parte do dióxido de carbono total presente está na forma de íon bicarbonato. Isso pode ser calculado por meio da equação de Henderson-Hasselbalch da seguinte forma:

$$\frac{[\text{H}^+][\text{A}^-]}{[\text{HA}]} = K$$

$$[\text{H}^+] = K \cdot \frac{[\text{HA}]}{[\text{A}^-]}$$

$$\text{pH} = \text{pK} - \log \frac{[\text{HA}]}{[\text{A}^-]}$$

para pK = 6,1 e ao pH = 7,4

$$-\log \frac{[\text{HA}]}{[\text{A}^-]} = \text{pH} - \text{pK} = 7,4 - 6,1 = 1,3$$

$$\log \frac{[\text{HA}]}{[\text{A}^-]} = -1,3$$

$$\frac{[\text{HA}]}{[\text{A}^-]} = \frac{[\text{H}_2\text{CO}_3]}{[\text{HCO}_3^-]} = 0,05 = \frac{1}{20}$$

Isso significa que em pH = 7,4, a proporção de ácido carbônico para o íon bicarbonato é 1:20; ou seja, para cada parte de dióxido de carbono presente como ácido, 20 vezes mais dióxido de carbono está presente como íon bicarbonato.

O íon hidrogênio formado como resultado da dissociação iônica do ácido carbônico é tamponado por várias substâncias no sangue e o efeito do dióxido de carbono no pH sanguíneo é, portanto, apenas modera-

^{*}O ácido carbônico é, na verdade, um ácido mais forte com um valor real de pK de 3,8. A razão para a discrepância nos valores de pK é que apenas aproximadamente 0,5% do dióxido de carbono dissolvido combina-se com a água para formar o ácido. A maior parte do dióxido de carbono permanece como gás dissolvido e somente uma fração de 0,005 é hidratada para formar H₂CO₃. Em fisiologia, habitualmente se tem considerado que todo o dióxido de carbono encontra-se sob a forma de ácido carbônico; portanto, o ácido carbônico parece ser mais fraco que a forma molecular, e o H₂CO₃ de fato o é. Se para o pK real do ácido carbônico (3,8) for adicionado o log negativo da constante de hidratação (log 0,005 = -2,3), a soma será 6,1, que é o pK aparente do dióxido de carbono, como é usado em fisiologia. Neste livro, será seguida a convenção fisiológica e utilizada a constante de dissociação aparente.

do. Por exemplo, o sangue arterial pode ter um pH normal de 7,45 e o sangue venoso um pH de 7,42; assim, a diferença no pH causada pela tomada de dióxido de carbono pelo sangue nos tecidos não é mais de 0,03.

Fazem parte das substâncias tamponantes mais importantes no sangue, o sistema bicarbonato-ácido carbônico, os fosfatos e as proteínas sangüíneas. As proteínas atuam como excelentes tampões porque contêm grupos que podem dissociar-se como ácidos e bases; o resultado é que as proteínas podem tanto captar como liberar íons hidrogênio. A hemoglobina é a proteína presente em maior quantidade no sangue e exerce papel fundamental no tamponamento. As proteínas plasmáticas vêm logo a seguir.

Curva de dissociação do dióxido de carbono

A quantidade de dióxido de carbono captada pelo sangue varia com a pressão parcial deste gás. Portanto, é possível construir uma *curva de dissociação de dióxido de carbono* para o sangue, análoga à curva de dissociação de oxigênio. Isso é feito plotando-se, na ordenada, a quantidade total de dióxido de carbono no sangue, e na abscissa, as várias pressões parciais do dióxido de carbono. O resultado é uma curva como a da figura 2.14. Este gráfico mostra curvas de dissociação ligeiramente diferentes para o sangue oxigenado e para o sangue desoxigenado. Isso ocorre porque a oxiemoglobina é um ácido levemente mais forte que a hemoglobina; daí, o sangue oxigenado ligar-se menos ao dióxido de carbono. Este fenômeno está intimamente associado ao efeito Bohr, mostrando simplesmente o reverso da moeda. Quando o dióxido de carbono (ácido) é adicionado ao sangue, ele desloca o equilíbrio entre a oxiemoglobina e a hemoglobina na direção do ácido mais fraco (hemoglobina). Isso tende a liberar mais oxigênio, o que, de fato, é o efeito Bohr.

Na figura 2.14 o ponto A representa o sangue arterial normal e o ponto V o sangue venoso misto (o sangue venoso nunca está completamente desoxigenado). No corpo, a curva real de dissociação de dióxido de carbono é a linha contínua A-V e esta curva é conhecida como sendo a *curva de dissociação funcional*.

A figura 2.14 também apresenta a curva de dissociação para uma solução de bicarbonato de sódio com a mesma quantidade de base total disponível que o sangue. A inclinação da porção retilínea superior desta cur-

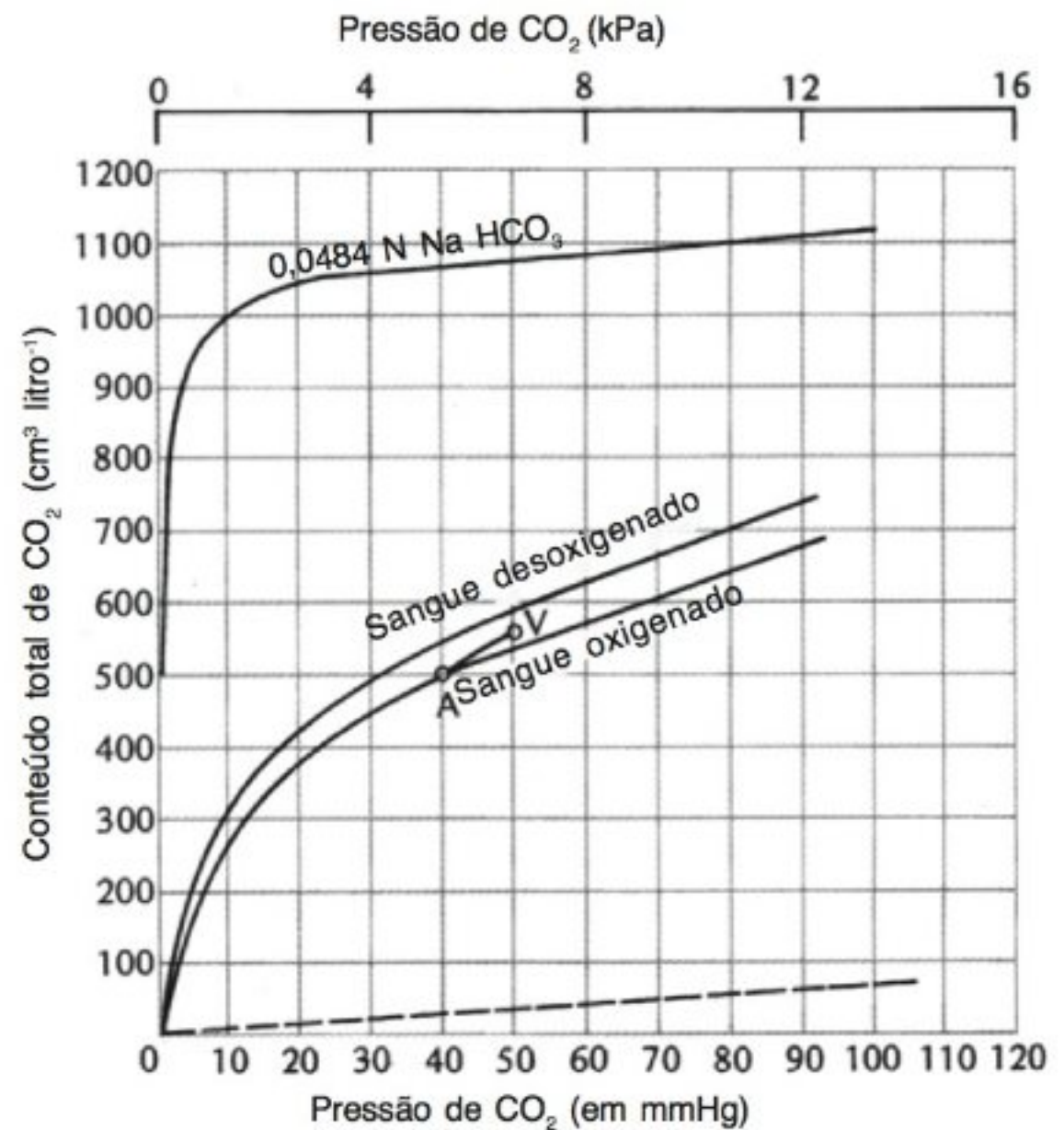


Fig. 2.14 Curvas de dissociação de dióxido de carbono do sangue de mamíferos. As curvas do sangue oxigenado e desoxigenado são um pouco diferentes. A linha A-V representa a curva de dissociação fisiológica no corpo, descrevendo a diferença entre o sangue arterial e venoso. A linha tracejada indica a quantidade de dióxido de carbono dissolvida na água (Winton e Bayliss, 1955).

va representa a solubilidade do dióxido de carbono em meio aquoso. À medida que a pressão do dióxido de carbono é reduzida, este gás carbônico dissolvido é liberado. Quando a pressão do dióxido de carbono cai para aproximadamente 10 mmHg, a solução de bicarbonato começa a liberar o dióxido de carbono do íon bicarbonato, restando o carbonato.

Ao se expor uma solução de bicarbonato de sódio ao vácuo, metade do total de dióxido de carbono do bicarbonato pode ser removida, restando uma solução de carbonato de sódio (Na_2CO_3). Contudo, o carbonato de sódio não libera o dióxido de carbono para o vácuo e a solução final retém metade do dióxido de carbono total que estava originalmente presente na forma de bicarbonato.

Em contraste, o sangue total exposto ao vácuo libe-

ra todo o dióxido de carbono presente. Isso ocorre porque outros íons, principalmente proteínas, fornecem os ânions necessários. Se o plasma separado for exposto ao vácuo, ele se comportará mais como uma solução de bicarbonato de sódio; a presença de glóbulos vermelhos é necessária para a obtenção da curva de dissociação normal exibida na figura 2.14.

Dióxido de carbono e respiração aquática

A quantidade de dióxido de carbono produzida no metabolismo está estreitamente relacionada à quantidade de oxigênio consumido. A razão entre a troca respiratória de dióxido de carbono e oxigênio, isto é, a *razão de troca respiratória* (também chamada de *quociente respiratório*) normalmente fica entre 0,7 e 1,0 (ver Cap. 5). Para a discussão que se segue será considerado um animal no qual a razão de troca é igual a 1,0; ou seja, para cada molécula de oxigênio obtido, exatamente uma molécula de dióxido de carbono é liberada.

Um animal que respira o ar – um mamífero, por exemplo – com uma razão de troca gasosa de 1,0 tem uma concentração de dióxido de carbono facilmente previsível no ar expirado. Se os 21% de O_2 no ar inspirado for reduzido para 16% no ar expirado, este ar necessariamente conterá 5% de CO_2 . Se, em vez disso, considerarmos a variação na pressão parcial dos dois gases, podemos afirmar que se o oxigênio no ar respirado for reduzido em 50 mmHg, o dióxido de carbono será aumentado na mesma quantidade: 50 mmHg (6,7 kPa). Cada variação em milímetros na pressão parcial do oxigênio no ar respiratório resulta numa variação igual e oposta do dióxido de carbono.

Se a razão de troca igual a um for aplicada à troca de gases na água, as quantidades de oxigênio e dióxido de carbono serão iguais, mas as variações nas pressões parciais dos dois gases serão muito diferentes porque suas solubilidades são distintas.

Por exemplo, se um peixe remover dois terços do oxigênio presente na água, reduzindo assim a PO_2 de 150 para 50 mmHg (de 20 para 6,7 kPa), o aumento na PCO_2 será de aproximadamente 3 mmHg (contanto que a água não esteja tamponada; um meio tamponado pode levar a um aumento ainda menor). Dependendo da temperatura, a redução de 100 mmHg na PO_2 pode significar que, suponhamos, 5 cm^3 de O_2 tenha sido removido

de 1 litro de água. A restituição de 5 mm de CO_2 aumenta a PCO_2 em aproximadamente 3 mmHg, porque a solubilidade do dióxido de carbono é muito elevada, 30 vezes mais alta que a do oxigênio.

Essa relação nas tensões de dióxido de carbono resultantes da respiração no ar e na água é expressa na figura 2.15. Este gráfico mostra a PCO_2 que resulta de uma dada diminuição do teor de oxigênio no meio respirado. Mesmo se um peixe removesse todo o oxigênio da água, a pressão parcial do dióxido de carbono neste local aumentaria apenas 5 mmHg (0,67 kPa). Como o dióxido de carbono difunde-se através do epitélio da brânquia quase que com a mesma facilidade que o oxigênio, a PCO_2 do sangue do peixe jamais excede 5 mmHg (nos vertebrados que respiram o ar este valor é aproximadamente 10 vezes maior).

Como consequência, no tocante ao efeito junto à regulação ácido-básica, as respirações aérea e aquática são muito diferentes. Isso é particularmente importante para animais que utilizam ambas as respirações, tais como os anfíbios e peixes de respiração aérea. Para esses animais, uma mudança bem-sucedida de um meio para outro requer ajustes fisiológicos substanciais na regulação ácido-básica. Este é um dos principais problemas fisiológicos enfrentados pelos animais que vivem na zona de transição entre o ar e a água.

Dióxido de carbono e pH sangüíneos

Foi discutido que a tensão ou pressão parcial do dióxido de carbono no sangue arterial é muito diferente nos animais aquáticos e terrestres. A quantidade total de dióxido de carbono presente também varia bastante: é normalmente baixa nos peixes (frequentemente menos de 100 cm^3 de CO_2 por litro de sangue) e pode ser muito alta nas tartarugas (ultrapassa 1.000 cm^3 de CO_2 por litro de sangue). Evidentemente, não existe uniformidade nem na tensão do dióxido de carbono nem no conteúdo total de dióxido de carbono do sangue de vertebrados. Em contraste, observa-se uma uniformidade muito maior no pH sangüíneo de vários vertebrados do que seria esperado em decorrência da grande variação no dióxido de carbono. Isso resulta de ajustes correspondentes no equilíbrio ácido-básico, obtido principalmente pela quantidade de bicarbonato de sódio (frequentemente chamado de *bicarbonato livre*) presente no sangue.

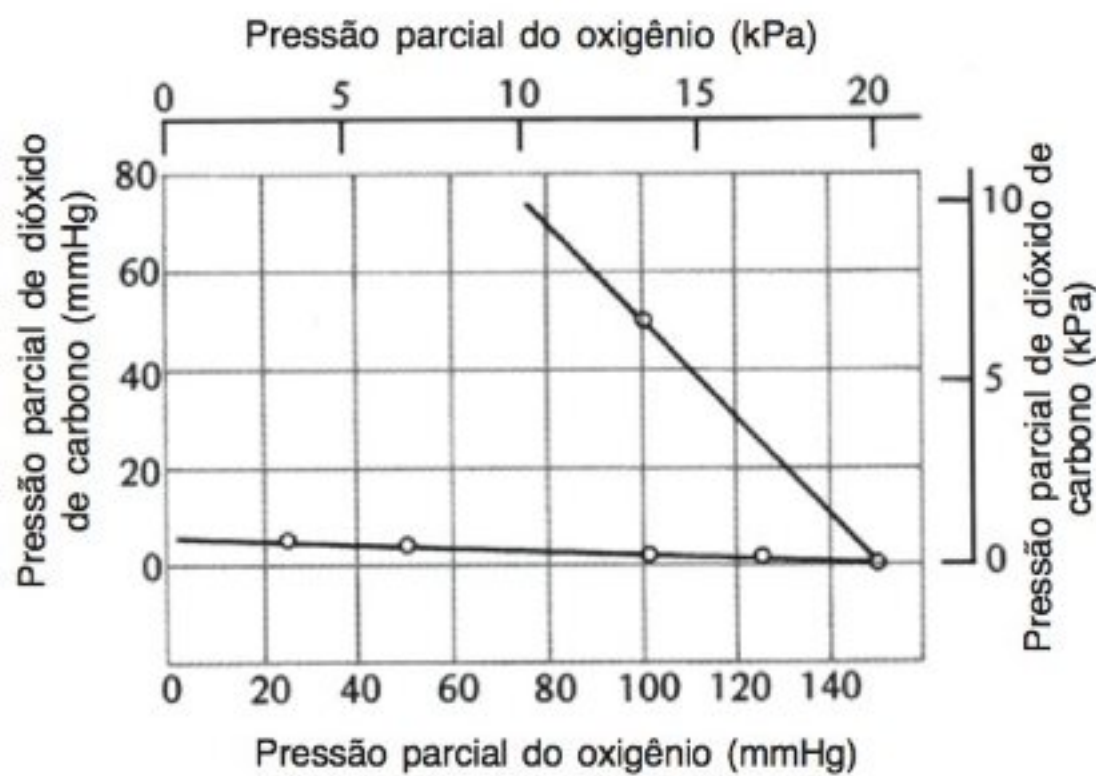


Fig. 2.15 Relação entre a P_{O_2} e P_{CO_2} no ar e na água, quando a razão de troca respiratória (RQ) entre o oxigênio e dióxido de carbono é uniforme ($RQ = 1$). Para melhor compreensão, leia o texto (Rahn, 1966).

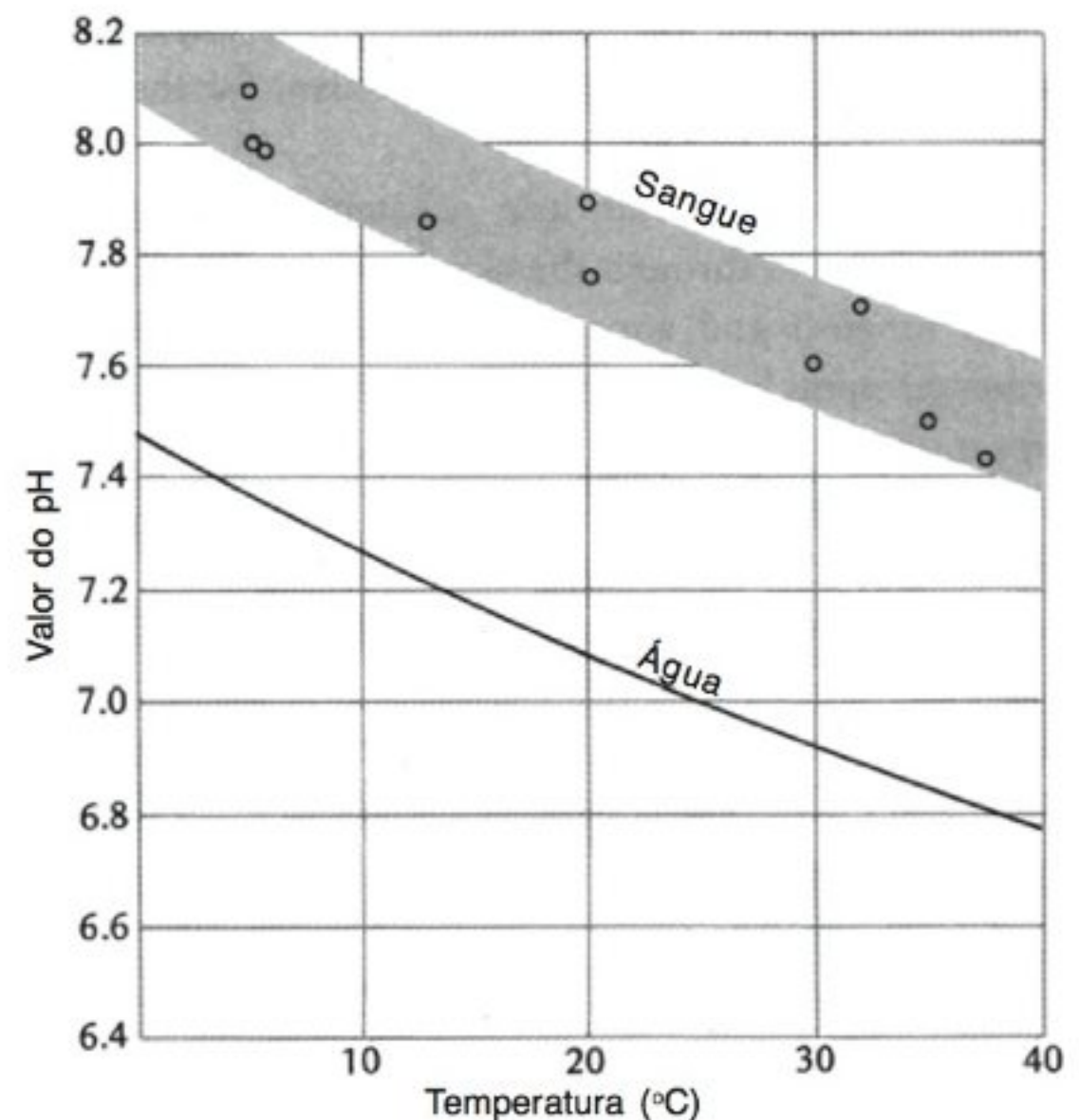


Fig. 2.16 Valores do pH sanguíneo de vertebrados de todas as classes, determinados à temperatura corpórea normal para cada animal. A faixa sombreada indica a variação de valores observados; a linha contínua central é o pH da água na neutralidade em função da temperatura (Rahn, 1966).

O pH sanguíneo de uma variedade de vertebrados, de sangue quente e frio, normalmente varia em torno de valores entre 7,4 e 8,2. Contudo, se os dados forem plotados em função da temperatura dos animais, será obtida uma distribuição mais uniforme que a indicada pela ampla variação de pH (Fig. 2.16). A temperaturas próximas de 0°C, o pH frequentemente atinge valores bem acima de 8,0, e a 40°C, aproxima-se de 7,5. Entretanto, a uma dada temperatura qualquer, o pH sanguíneo de uma variedade de animais inclui-se em uma faixa estreita de aproximadamente 0,2 unidades de pH. É importante lembrar que a dissociação da água e, portanto, o pH de neutralidade, é alterado com a temperatura. O ponto de neutralidade está em 7,0 apenas à temperatura ambiente (25°C), variando com a temperatura de acordo com a linha no centro da figura 2.16, indicada “água”.

O pH sanguíneo de todos os vertebrados varia em relação à neutralidade aproximadamente 0,6 unidades

de pH, sempre na direção alcalina (ver Fig. 2.16). Como consequência, apesar de os vertebrados diferirem consideravelmente em relação ao valor do pH sanguíneo, eles são surpreendentemente uniformes quanto à extensão do desvio da neutralidade quando medida à temperatura normal do animal. Há uma uniformidade similar na manutenção do pH intracelular, que é de grande importância na manutenção de condições adequadas para a atividade de enzimas metabólicas e outras (Malan e col., 1976).

As mais variadas condições para atingir um equilíbrio ácido-básico adequado na água e no ar causam grandes dificuldades fisiológicas para animais que vivem numa transição entre os dois meios. Um peixe, que normalmente vive na água, tem seu equilíbrio ácido-básico ajustado a uma tensão de dióxido de carbono de 2 ou 3 mmHg. Se o peixe passar para a respiração aérea, a tensão de dióxido de carbono no sangue aumentará

abruptamente; isso requer um ajuste no sistema de tamponamento sangüíneo, principalmente da concentração do íon sódio, ou algum mecanismo auxiliar para a eliminação de dióxido de carbono.

Os animais anfíbios perdem quantidades substanciais de dióxido de carbono através da pele e isto ajuda tanto peixes pulmonados como anfíbios aquáticos. Caso um animal se desenvolva na terra e torne-se completamente terrestre, ele não poderá manter uma pele altamente permeável por causa do risco de dessecação. Se tivesse de manter a P_{CO_2} baixa pela ventilação pulmonar, esta teria de aumentar de modo drástico (relativa àquela necessária para o suprimento de oxigênio), e a evaporação se tornaria um grande problema. Assim, um reajuste radical no sistema de regulação ácido-básica é o principal requisito para a transferência permanente ao ambiente terrestre.

Anidrase carbônica e velocidade de interação do dióxido de carbono-água

Os eventos que ocorrem quando o dióxido de carbono é dissolvido na água (ver as equações fornecidas anteriormente neste capítulo) não são instantâneos. Quando o dióxido de carbono penetra na água e se dissolve, a hidratação inicial da molécula de dióxido de carbono para formar H_2CO_3 é um processo relativamente lento. O processo inverso à liberação de dióxido de carbono para formar H_2CO_3 – também é lento, sendo necessários vários segundos até uma fração de minuto. (A dissociação de H_2CO_3 em H^+ e HCO_3^- e o processo inverso são, para considerações fisiológicas, de ocorrência instantânea). Se considerarmos que o tempo em que o sangue permanece num capilar sangüíneo é, normalmente, apenas uma fração de segundo, como é possível ocorrer tão rápido a tomada de dióxido de carbono junto aos tecidos e a sua liberação durante o curto tempo em que o sangue permanece no capilar pulmonar?

O problema parece ter sido resolvido com a descoberta de uma enzima que acelera a formação de dióxido de carbono a partir de H_2CO_3 , de modo que o processo torna-se muito rápido. A enzima foi denominada *anidrase carbônica*, uma designação não muito correta porque, tanto a combinação do dióxido de carbono com a água quanto a liberação do dióxido de carbono a partir de ácido carbônico são aceleradas (ou seja, o processo é catalisado em ambas as direções).

A anidrase carbônica não está presente no plasma sangüíneo, mas é encontrada em alta concentração no interior dos glóbulos vermelhos. Também ocorre em outros órgãos, notadamente em glândulas como os rins, no epitélio secretor do estômago, no pâncreas e nas glândulas salivares, mas isso não é de interesse neste momento. Deve ser observado, contudo, que a anidrase carbônica é altamente específica para a reação de hidratação do dióxido de carbono, não tendo outra função conhecida no organismo.

Alguns anos depois da descoberta da anidrase carbônica, foram sintetizados vários inibidores enzimáticos altamente potentes, tornando-se importantes drogas, especialmente no tratamento de certos tipos de disfunção renal. Para a grande surpresa dos fisiologistas, esses inibidores enzimáticos apresentam uma toxicidade muito baixa e a completa inibição da anidrase carbônica sangüínea tem apenas efeitos diminutos no transporte de dióxido de carbono. Em outras palavras, a enzima não é um fator crítico no transporte deste gás como tal, apesar de sua inibição causar algumas alterações no equilíbrio ácido-básico.

Um exame da quantidade de anidrase carbônica encontrada em diversos animais pode ser útil na investigação de seu possível papel. Sabe-se que pequenos animais têm taxas metabólicas mais altas, por unidade de massa corpórea, que grandes animais. Eles utilizam oxigênio e produzem dióxido de carbono mais rapidamente e o dióxido de carbono deve, portanto, ser liberado num tempo mais curto nos pulmões de um animal pequeno.

Uma análise da atividade da anidrase carbônica sangüínea em relação ao tamanho corpóreo revela que os pequenos animais de fato têm concentrações enzimáticas significativamente mais altas em seu sangue (Fig. 2.17). Isso parece estar de acordo com a necessidade de transporte de dióxido de carbono, porém a enzima está presente em quantidades excessivamente mais elevadas que o necessário. Contudo, existe outro processo no qual a rápida hidratação de dióxido de carbono é importante. À medida que o dióxido de carbono atravessa a parede do capilar tecidual e entra no sangue, a presença de anidrase carbônica permite a formação instantânea de ácido carbônico que, por sua vez, interfere de modo imediato na dissociação da oxiemoglobina sensível ao ácido. Esta sensibilidade ao ácido, o efeito Bohr,

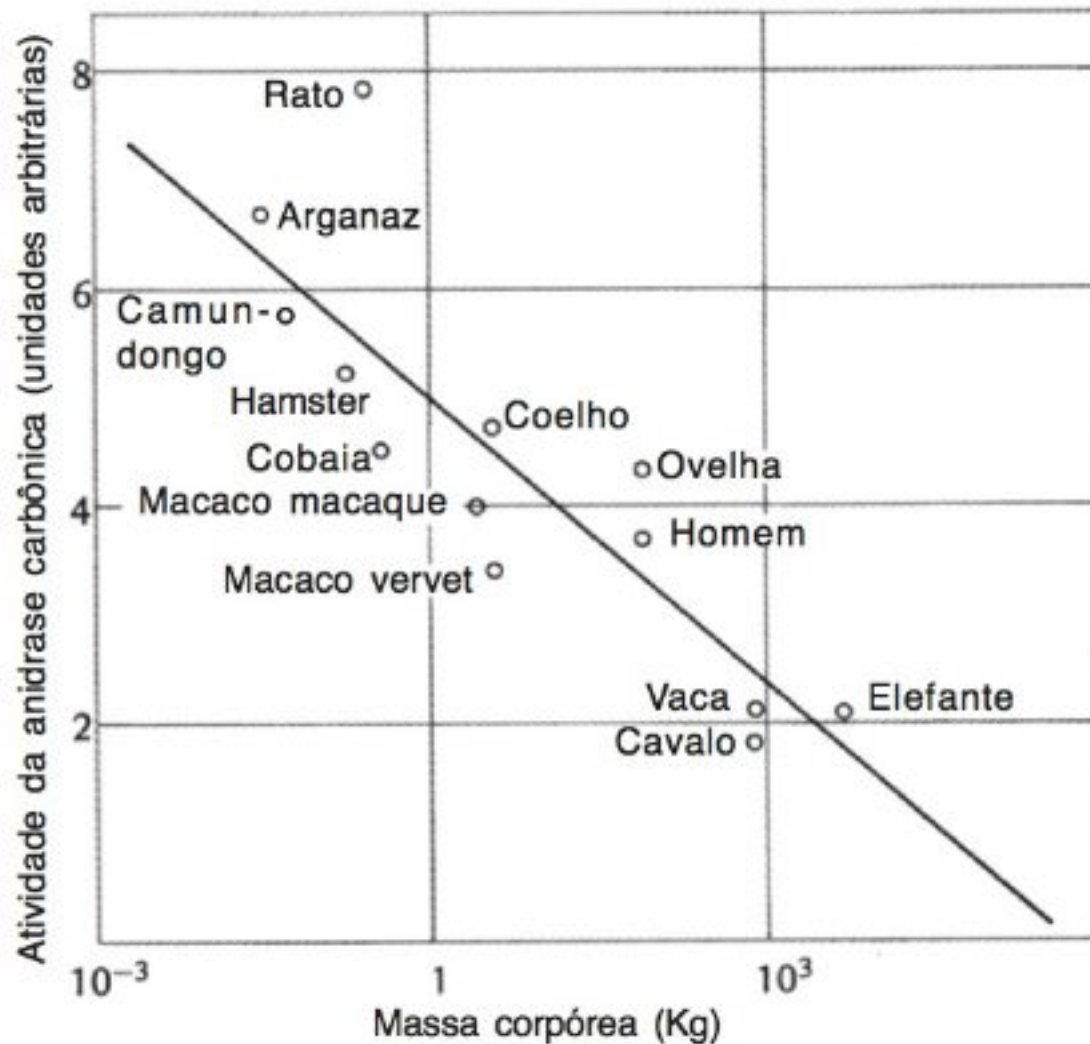


Fig. 2.17 A atividade da anidrase carbônica no sangue dos mamíferos está relacionada ao tamanho corpóreo e é maior em mamíferos pequenos que em grandes (Magid, 1967).

obviamente não ocorreria a tempo enquanto o sangue permanecesse no capilar sangüíneo, a menos que a hidratação da molécula de dióxido de carbono fosse acelerada pela enzima. Portanto, na ausência de anidrase carbônica, o efeito Bohr não seria de muita importância.

Parece, então, que a anidrase carbônica, uma enzima que catalisa especificamente a hidratação da molécula de dióxido de carbono, talvez tenha uma importância menor no transporte de dióxido de carbono, mas contribui para a liberação eficaz de oxigênio nos tecidos. Como a inibição da enzima no animal vivo não lhe causa grandes dificuldades, a enzima é, provavelmente, importante principalmente sob condições de extrema demanda junto ao mecanismo de transporte de gases.

Em outros órgãos, nos quais a anidrase carbônica ocorre, ela parece estar sempre relacionada a funções nas quais os processos de transporte iônico sejam importantes, como nas glândulas (rins, pâncreas, glândulas salivares) e no corpo ciliar do olho. O efeito da inibição da anidrase carbônica nesses processos é extremo e é a base para o uso difundido e importante de drogas inibidoras na clínica médica, assim como na pesquisa fisiológica.

Depois de discutidas as propriedades fisiológicas do sangue e a maneira como ocorre o transporte dos gases, podemos passar para o próximo capítulo, no qual será considerado o movimento do sangue no interior do organismo.

REFERÊNCIAS

- Barcroft, J. (1935) Foetal respiration. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 118:242–263.
- Bartels, H. (1980) Aspekte des Gastransports bei Säugetieren mit hoher Stoffwechselrate. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1980:188–201.
- Bartlett, G. R. (1980) Phosphate compounds in vertebrate red blood cells. *Am. Zool.* 20:103–114.
- Black, C. P., and Tenney, S. M. (1980) Oxygen transport during progressive hypoxia in high-altitude and sea-level waterfowl. *Respir. Physiol.* 39:217–239.
- Brusca, R. C., and Brusca, G. J. (1990) *Invertebrates*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. 922 pp.
- Bunn, H. F. (1971) Differences in the interaction of 2, 3-diphosphoglycerate with certain mammalian hemoglobins. *Science* 172:1049–1050.
- Chanutin, A., and Curnish, R. R. (1967) Effect of organic and inorganic phosphates on the oxygen equilibrium of human erythrocytes. *Arch. Biochem. Biophys.* 121:96–102.
- Gillen, R. G., and Riggs, A. (1973) Structure and function of the isolated hemoglobins of American eel, *Anguilla rostrata*. *J. Biol. Chem.* 248:1961–1969.
- Fuchsman, W. H. (1992) Plant Hemoglobins, in *Blood and Tissue Oxygen Carriers. Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol. 13. (C. P. Mangum, ed.), pp. 23–58. New York: Springer-Verlag.
- Hall, F. G., Dill, D. B., and Barron, E. S. G. (1936) Comparative physiology in high altitudes. *J. Cell. Comp. Physiol.* 8:301–313.
- Hall, F. G., and McCutcheon, F. H. (1938) The affinity of hemoglobin for oxygen in marine fishes. *J. Cell. Comp. Physiol.* 11:205–212.
- Hemmingsen, E. A. (1965) Accelerated transfer of oxygen through solutions of heme pigments. *Acta Physiol. Scand. Suppl.* 246:1–53.
- Kobayashi, M., and Hoshi, T. (1982) Relationship between the haemoglobin concentration of *Daphnia magna* and the

- ambient oxygen concentration. *Comp. Biochem. Physiol.* 72A:247–249.
- Lenfant, C., Torrance, J., English, E., Finch, C. A., Reynafarje, C., Ramos, J., and Faura, J. (1968) Effect of altitude on oxygen binding by hemoglobin and on organic phosphate levels. *J. Clin. Invest.* 47:2652–2656.
- Lenfant, C., Ways, P., Aucutt, C., and Curz, J. (1969) Effect of chronic hypoxic hypoxia on the O_2 -Hb dissociation curve and respiratory gas transport in man. *Respir. Physiol.* 7:7–29.
- Lutz, P. L., Longmuir, I. S., Tuttle, J. V., and Schmidt-Nielsen, K. (1973) Dissociation curve of bird blood and effect of red cell oxygen consumption. *Respir. Physiol.* 17:269–275.
- Magid, E. (1967) Activity of carbonic anhydrase in mammalian blood in relation to body size. *Comp. Biochem. Physiol.* 21:357–360.
- Malan, A., Wilson, T. L., and Reeves, R. B. (1976) Intracellular pH in cold-blooded vertebrates as a function of body temperature. *Respir. Physiol.* 28:29–47.
- Manwell, C. (1958) The oxygen-respiratory pigment equilibrium of the hemocyanin and myoglobin of the amphineuran mollusc *Cryptochiton stelleri*. *J. Cell Comp. Physiol.* 52:341–352.
- Manwell, C. (1960) Histological specificity of respiratory pigments. 2. Oxygen transfer systems involving hemerythrins in sipunculid worms of different ecologies. *Comp. Biochem. Physiol.* 1:277–285.
- Millikan, G. A. (1937) Experiments on muscle haemoglobin *in vivo*: The instantaneous measurement of muscle metabolism. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 123:218–241.
- Pelster, B., and Weber, R. E. (1991) The Physiology of the Root Effect. *Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol 8. (R. Gilles, ed.), pp. 51–77. New York: Springer-Verlag.
- Rahn, H. (1966) Gas transport from the external environment to the cell. In *Development of the Lung* (A. V. S. de Reuck and R. Porter, eds.), pp. 3–23. London: CIBA.
- Randall, D. J. (1970) Gas exchange in fish. In *Fish Physiology*, vol. 4 (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), pp. 253–292. New York: Academic Press.
- Read, K. R. H. (1962) The hemoglobin of the bivalved mollusc, *Phacoides pectinatus* Gmelin. *Biol. Bull.* 123:605–617.
- Riggs, A. (1951) The metamorphosis of hemoglobin in the bullfrog. *J. Gen. Physiol.* 35:23–44.
- Riggs, A. (1960) The nature and significance of the Bohr effect in mammalian hemoglobins. *J. Gen. Physiol.* 43:737–752.
- Rogers, W. P. (1949) On the relative importance of aerobic metabolism in small nematode parasites of the alimentary tract. 2. The utilization of oxygen at low partial pressures by small nematode parasites of the alimentary tract. *Aust. J. Sci. Res.* 2:166–174.
- Root, R. W., Irving, L., and Black, E. C. (1939) The effect of hemolysis upon the combination of oxygen with the blood of some marine fishes. *J. Cell. Comp. Physiol.* 13:303–313.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972) *How Animals Work*. London: Cambridge University Press, 114 pp.
- Schmidt-Nielsen, K., and Pennycuik, P. (1961) Capillary density in mammals in relation to body size and oxygen consumption. *Am. J. Physiol.* 200:746–750.
- Scholander, P. F. (1960) Oxygen transport through hemoglobin solutions. *Science* 131:585–590.
- Snyder, L. R. G., Born, S., and Lechner, A. J. (1982) Blood oxygen affinity in high- and low-altitude populations of the deer mouse. *Respir. Physiol.* 48:89–105.
- Tetens, V., and Lykkeboe, G. (1981) Blood respiratory properties of rainbow trout, *Salmo gairdneri*: Responses to hypoxia acclimation and anoxic incubation of blood *in vitro*. *J. Comp. Physiol.* 145:117–125.
- Winton, F. R., and Bayliss, L. E. (1955) Blood and the transport of oxygen and carbon dioxide. In *Human Physiology* (F. R. Winton and L. E. Bayliss, eds.), pp. 78–118. Boston: Little, Brown.
- Wittenberg, B. A., Wittenberg, J. B., and Caldwell, P. R. B. (1975) Role of myoglobin in the oxygen supply to red skeletal muscle. *J. Biol. Chem.* 250:9038–9043.
- Wittenberg, J. B. (1977) Facilitation of oxygen diffusion by intracellular leghemoglobin and myoglobin. In *Oxygen and Physiological Function* (F. F. Jöbsis, ed.), pp. 228–246. Dallas: Professional Information Library.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- Altman, P. L., and Dittmer, D. S. (eds.) (1971) *Biological Handbooks: Blood and Other Body Fluids* (3d printing, with minor corrections). Bethesda: Federation of American Societies for Experimental Biology. 540 pp.
- American Society of Zoologists (1980) Respiratory pigments *Am. Zool.* 20:1–211.
- Bonaventura, J., Bonaventura, C., and Sullivan, B. (1977) Non-heme oxygen transport proteins. In *Oxygen and*

Physiological Function (F. F. Jöbsis. ed.), pp 177–220. Dallas Professional Information Library.

Brittain, T. (1987) The Root effect. *Comp. Biochem. Physiol.* 86B: 473–481.

Durliat, M. (1985) Clotting processes in Crustacea Decapoda. *Biol. Rev.* 60:473–498.

Esmon, C. T. (1987) The regulation of natural anticoagulant pathways. *Science* 235:1348–1352.

Howell B. J., Rahn, H., Goodfellow, D., and Herreid, C. (1973) Acid–base regulation and temperature in selected invertebrates as a function of temperature. *Am. Zool.* 13:557–563.

Linzen, B., et al. (1985) The structure of Arthropod hemocyanins. *Science* 229:519–524.

MacFarlane, R. G. (1970) *The Haemostatic Mechanism in Man and Other Animals*. Symposium of the Zoological Society of London, No. 27. London: Academic Press. 248 pp.

Mangum, C. P. (1992) Respiratory Function of the Molluscan Hemocyanins. *Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol. 13. (C. P. Mangum, ed.), pp. 301–323. New York: Springer-Verlag.

Perutz, M. F. (1978) Hemoglobin structure and respiratory transport. *Sci. Am.* 239(6): 92–125.

Ratcliffe, N. A., and Rowley, A. F. (eds.) (1981) *Invertebrate Blood Cells*, vols. 1 and 2. New York: Academic Press, Vol. 1, 340 pp; vol. 2, 328 pp.

Reeves, R. B. (1977) The interaction of body temperature and acid-base balance in ectothermic vertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 39:559–586.

Riggs, A. F. (1988) The Bohr effect. *Annu. Rev. Physiol.* 50:181–204.

Rismiller, P. D., and Seymour, R. S. (1991) The Echidna. *Sci. Am.* 264(2):96–103.

Seymour, R. S. (1991) The Brush Turkey. *Sci. Am.* 265(6):108–114.

Seymour, R. S., and Bradford, D. F. (1992) Temperature regulation in the incubation mounds of the Australian brush-turkey. *Condor* 94(1):134–150.

Toulmond, A. (1985) Circulating respiratory pigments in marine animals. *Soc. Exp. Biol. Symp.* 39:163–206.

Truchot, J. P. (1992) Respiratory Function of Arthropod Hemocyanins. *Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol 13. (C. P. Mangum, ed.), pp. 377–410. New York: Springer-Verlag.

Truchot, J. P., and Lallier, F. H. (1992) Modulation of the oxygen-carrying function of hemocyanin. *News Physiol. Sci.* 7:49–52.

Weathers, W. W., Seymour, R. S., and Baudinette, R. V. (1993) Energetics of mound tending behaviour in the malleefowl, *Leipoa ocellata* (Megapodiidae). *Anim. Behav.* 45:333–341.

Wells, R. M. G. (1989) The control of hemoglobin–oxygen binding in vertebrate animals. *News Physiol. Sci.* 4:242–245.

Weber, R. E., and Jensen, F. B. (1988) Functional adaptations in hemoglobins from ectothermic vertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 50:161–179.

Wittenberg, B. A., and Wittenberg, J. B. (1989) Transport of oxygen in muscle. *Annu. Rev. Physiol.* 51:857–878.

3

CIRCULAÇÃO

O principal objetivo da movimentação de um líquido no corpo é o de propiciar rápido transporte de grande volume a distâncias onde a difusão é inadequada ou muito lenta. Portanto, a circulação é importante em virtualmente todos os animais com mais de poucos milímetros de tamanho e uma necessidade para os grandes animais com altas taxas metabólicas.

Além de transporte de gases, a circulação sanguínea serve (1) para transportar outros solutos, (2) para transportar calor e (3) para transmitir força.

As funções que dependem da transmissão de força estão relacionadas, na maioria das vezes, com o movimento do animal todo, o movimento dos órgãos e a manutenção da pressão para a ultrafiltração nos vasos sanguíneos renais; estas funções serão discutidas posteriormente.

As funções que dizem respeito ao movimento de solutos (incluindo os gases) e ao calor serão discutidas neste capítulo.

Para entender como o sangue se movimenta no sistema circulatório é

necessário conhecer alguns princípios físicos básicos do movimento de fluidos em tubos. Além disso, o sangue, visto como um fluido, tem algumas propriedades incomuns que interferem em suas características de fluxo.

Um sistema adequado para o transporte convectivo de oxigênio é invariavelmente suficiente para o transporte de dióxido de carbono e outros solutos. Portanto, nossa principal ênfase será no papel da circulação no transporte de gases, notadamente o oxigênio.

Os sistemas circulatórios dos vertebrados são bem conhecidos e serão discutidos primeiro. A função dos sistemas circulatórios dos invertebrados é menos conhecida; em muitos casos, a morfologia tem sido adequadamente estudada, mas informações sobre a função são frequentemente menos satisfatórias. Como resultado, a principal ênfase deste capítulo será dada aos sistemas circulatórios dos vertebrados, que são altamente desenvolvidos e melhor compreendidos.

PRINCÍPIOS GERAIS

Bombas

Um sistema circulatório adequado depende de uma ou mais bombas e de canais ou condutos nos quais o sangue possa fluir. A bomba, ou o *coração*, baseia-se na capacidade do músculo de contrair-se ou encurtar-se. A existência de um músculo em torno de um tubo ou câmara permite redução de volume. Dois tipos diferentes de bombas podem ser projetadas dessa forma: *bombas peristálticas* ou *bombas com câmaras* e válvulas (Fig. 3.1). Uma bomba com câmaras pode ter paredes contráteis (Fig. 3.1b) ou a redução volumétrica pode ser conseguida através da pressão externa proveniente de outras partes do corpo (Fig. 3.1c).

Os corações peristálticos são encontrados principalmente em invertebrados; o coração dos vertebrados é, quase sem exceção, uma bomba com câmara de paredes contráteis. Uma bomba típica, na qual a força é provida pela pressão externa, é encontrada nas grandes veias das pernas do homem. As paredes destas veias são relativamente finas; elas apresentam válvulas que impedem a reversão do fluxo sanguíneo e quando os músculos da perna se contraem, as veias são comprimidas e as válvulas asseguram que o sangue seja impelido na direção do coração. Essa ação de bombeamento auxilia muito o movimento sanguíneo para longe das veias das pernas contra a força da gravidade, que tende a fazer com que o sangue seja acumulado nestas.

Como o músculo pode prover força apenas pelo encurtamento, o coração não pode movimentar o sangue, a menos que sejam feitos ajustes especiais. O coração do elasmobrânquio é um exemplo. Ele é rodeado por uma cápsula firme e quando uma câmara se contrai, a outra câmara é preenchida com sangue por “sucção”, enquanto as válvulas impedem o refluxo do lado arterial. Esse mecanismo está descrito com maiores detalhes mais adiante neste capítulo.

Canais

O fluido circulante ou sangue é conduzido a partir do coração em canais ou condutos e eventualmente retorna a este órgão. O sangue dos vertebrados é transportado num sistema de tubos ou canos elásticos (artérias, capilares, veias). O sangue retorna ao coração sem deixar esse

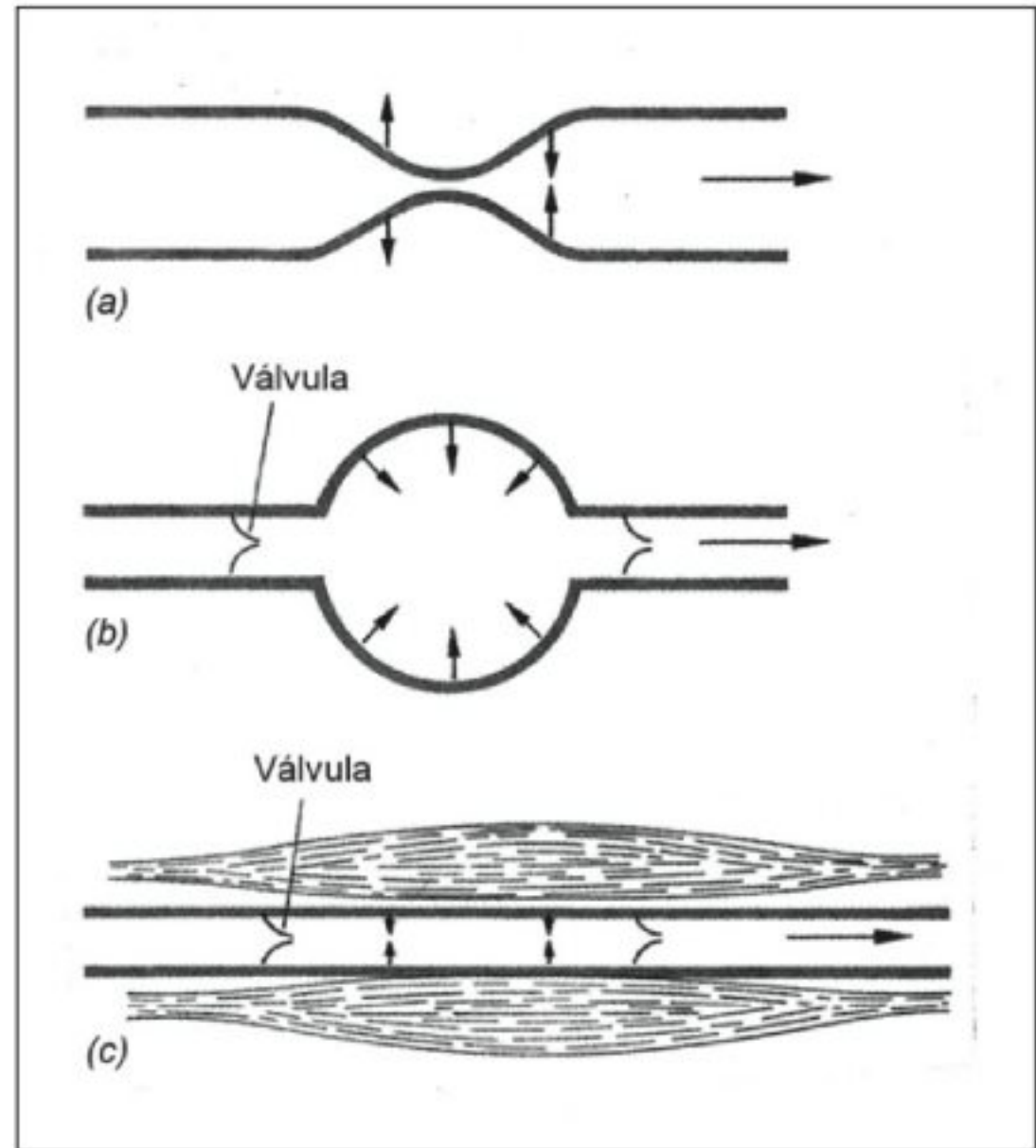


Fig. 3.1 Três tipos de bombas que movimentam o sangue num sistema circulatório. Na bomba peristáltica (a), uma constricção num tubo movimenta o sangue ao longo deste e o impulsiona para adiante. Na bomba comum com câmara (b), contrações rítmicas das paredes forçam o sangue para fora. As válvulas impedem o refluxo e o sangue é, portanto, expelido numa única direção. Numa outra forma de bomba com câmara (c), o sangue é empurrado para fora de um tubo flexível pela pressão de tecidos adjacentes. Neste diagrama os músculos contráteis fornecem a pressão e as válvulas evitam o refluxo. A bomba venosa nas pernas do homem é desse tipo.

sistema de tubos e como continua dentro desse sistema fechado, a circulação dos vertebrados é tida como uma *circulação fechada*. Em muitos invertebrados (p. ex., insetos, a maioria dos crustáceos, muitos moluscos), o sangue é bombeado do coração para o interior dos vasos sanguíneos, mas estes encontram-se interrompidos e o sangue flui mais ou menos livremente entre os tecidos antes de retornar ao coração. Tal sistema é chamado de *circulação aberta*. Algumas das características dos sistemas circulatórios aberto e fechado estão relacionadas na tabela 3.1.

Os sistemas circulatórios fechados são encontrados nos vertebrados, cefalópodos (polvo) e equinodermos; os sistemas abertos estão presentes na maioria dos

Tabela 3.1 Principais diferenças entre os sistemas circulatórios fechado e aberto.

Sistemas fechados	Sistemas abertos
Normalmente sistemas de alta pressão	Normalmente sistemas de baixa pressão
Pressão alta requer grande resistência periférica	
Pressão alta mantida entre as batidas do coração requer paredes elásticas	Possível manutenção da pressão
Sangue transportado diretamente para os órgãos	Semelhante aos sistemas fechados
Distribuição bem regulada para diferentes órgãos	Distribuição de sangue regulada menos facilmente
Sangue retorna rapidamente ao coração	Sangue retorna ao coração frequentemente de forma lenta

artropodos, moluscos não-cefalópodos e tunicados. O sistema circulatório dos tunicados é interessante por diversas razões. É um sistema aberto e o coração em forma de tubo faz o bombeamento por meio de uma onda peristáltica que é transmitida de uma extremidade à outra. O coração não tem válvulas. Depois de uma série de contrações, várias dezenas ou cem, o coração gradualmente se torna lento e para. Depois de uma pausa, há inversão da direção da batida e o sangue é agora forçado na direção oposta (Krijgsman, 1956). Este é um arranjo incomum: na maioria dos sistemas circulatórios, o coração faz o bombeamento e o sangue sempre flui numa única direção.

Capacidade

A capacidade do sistema de bombeamento será estudada através do ponto de vista de um suprimento adequado de oxigênio. Imediatamente se pode observar que o *volume* sanguíneo que deve ser bombeado para uma dada quantidade de oxigênio será reduzido se for alta a *capacidade* do sangue em transportar oxigênio. A *quantidade* de oxigênio transportado é, naturalmente, o produto do volume sanguíneo e seu teor de oxigênio.

Esse princípio simples está ilustrado na figura 3.2. Se a capacidade de oxigênio sanguíneo for de 20 cm³ de O₂ por 100 cm³ de sangue, como em muitos mamíferos, 1 cm³ de oxigênio estará contido em 5 cm³ de sangue. Se não houver hemoglobina ou outro pigmento respiratório no sangue, como em muitos invertebrados, ele conterá somente oxigênio dissolvido. A quantidade pode ser de 0,5 a 1 cm³ de O₂ por 100 cm³ de sangue, dependendo da temperatura. Consequentemente, uns 100 ou 200 cm³ de sangue devem ser bombeados a fim de liberar 1

cm³ de oxigênio. Assim, na ausência de hemoglobina, a necessidade de bombeamento do coração é 20 ou 40 vezes maior que para o sangue de mamíferos que contém hemoglobina.

O volume de líquido bombeado pelo coração pode ser regulado (1) pelo aumento da frequência da bomba, (2) pelo aumento do volume sistólico, ou (3) por uma combinação destes dois fatores. Posteriormente, será abordado o débito cardíaco em relação às necessidades de oxigênio, especialmente durante atividade e exercício, mas primeiramente serão discutidos alguns outros aspectos dos líquidos corpóreos.

CIRCULAÇÃO DOS VERTEBRADOS

Compartimentos de água e volume sanguíneo

Aproximadamente dois terços do corpo dos vertebrados consiste de água. O valor exato varia muito, particularmente em consequência de variações na quantidade de gordura. O tecido adiposo contém somente uns 10% de água e um indivíduo muito gordo, que pode ter a metade ou mais do peso corpóreo em gordura, tem, portanto, uma baixa quantidade total de água. Se a quantidade de água for expressa como uma porcentagem do peso corpóreo livre de gordura, a variação será muito menor. A maior parte da água está localizada no interior das células (*água intracelular*); uma fração menor está do lado externo das membranas celulares (*água extracelular*). A água extracelular está localizada parcialmente nos espaços teciduais (*líquido intersticial*) e parcialmente no sangue (*água do plasma*). Portanto, pode-se considerar a água corpórea distribuída entre três compartimentos: intracelular, intersticial e plasma (Fig. 3.3).

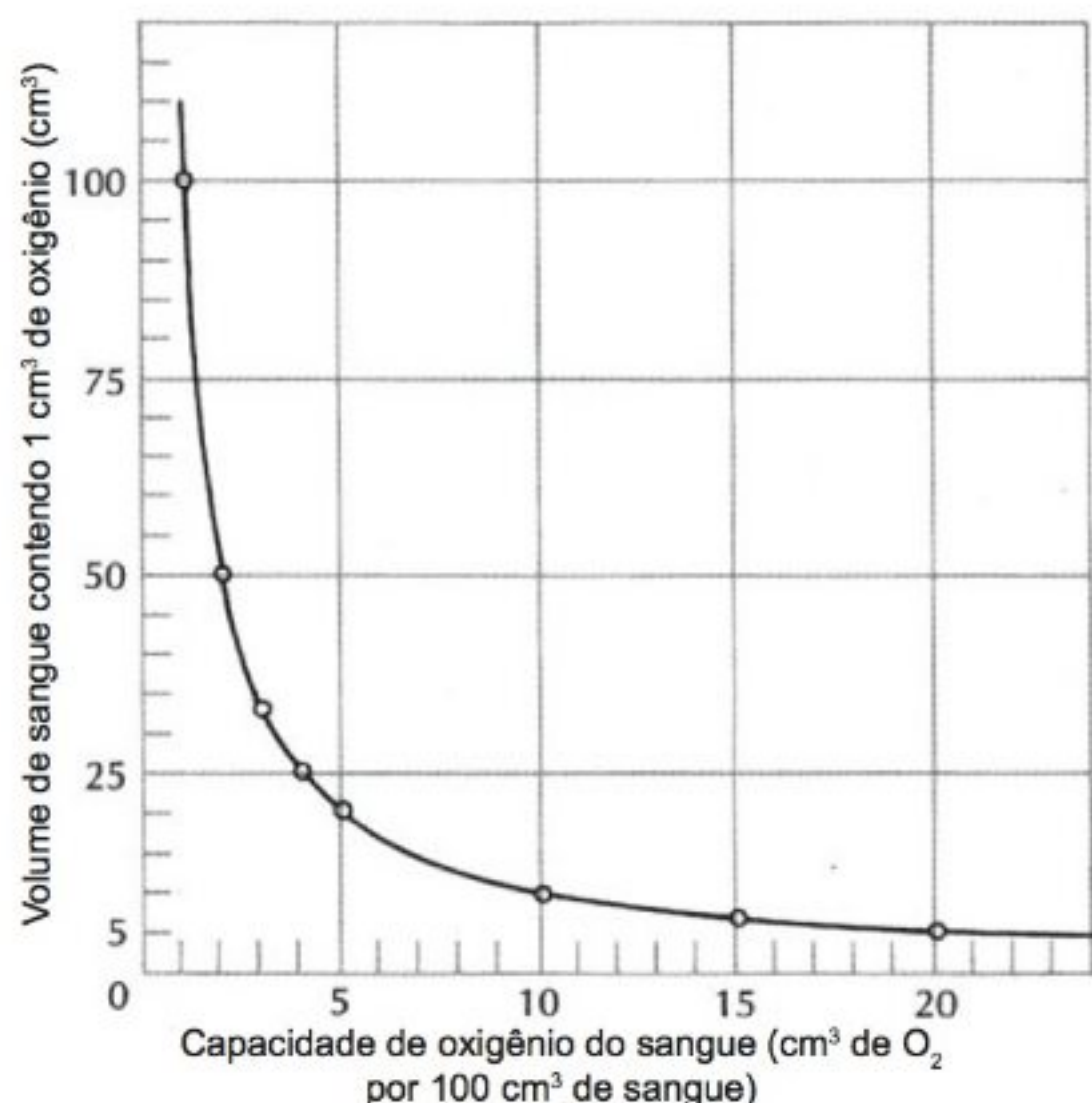


Fig. 3.2 O volume do sangue que leva 1 cm³ de oxigênio é plotado contra a capacidade de oxigênio do sangue. Observe o volume rapidamente crescente do sangue necessário para suprir oxigênio a baixas capacidades de oxigênio (ou seja, baixa concentração de pigmento respiratório).

O volume dos compartimentos do líquido corpóreo pode ser medido de diversas maneiras, frequentemente sem dano ao organismo. Uma das formas mais convenientes é introduzir alguma substância apropriada, que se distribui uniformemente no interior do compartimento a ser medido. A diluição desta substância pode então ser utilizada para o cálculo do volume no qual ela é distribuída. As quantidades mais facilmente medidas desta maneira são o volume plasmático, o volume extracelular e a água corpórea total.

O volume sanguíneo total não pode ser medido com precisão por meio da drenagem do sangue de um animal, pois uma quantidade substancial de sangue permanecerá no sistema vascular. A técnica de diluição, contudo, fornece resultados seguros e reprodutíveis. Uma das substâncias mais comumente utilizadas para esse fim é um corante, o azul de Evans (também conhecido como T-1824). Uma pequena quantidade conhecida deste corante é injetada como uma solução aquosa na corrente sanguínea; o corante liga-se às proteínas plasmáticas

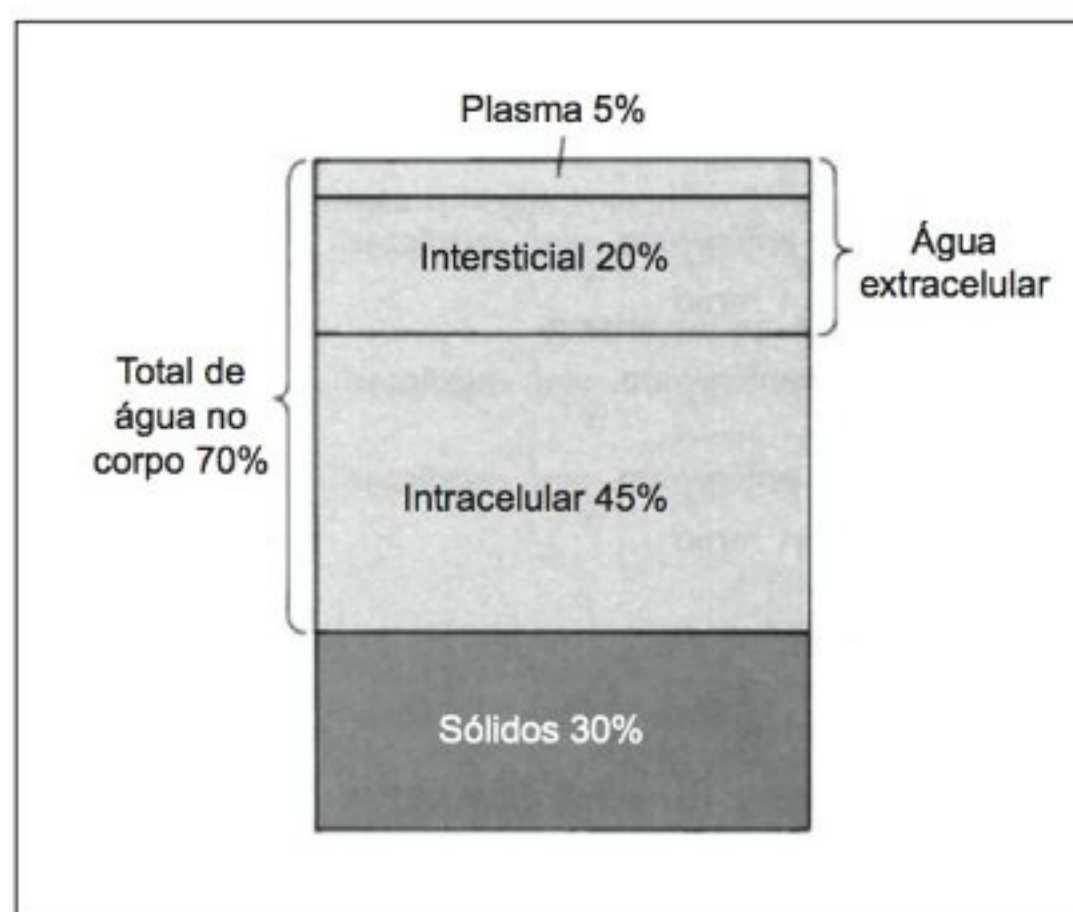


Fig. 3.3 Distribuição aproximada de água e sólidos no corpo dos vertebrados, expressa como porcentagem do peso corpóreo livre de gordura. Informações mais detalhadas são fornecidas na tabela 3.2.

e permanece no interior do sistema vascular. Depois de misturar-se completamente (após vários minutos), uma amostra de sangue é coletada e a concentração plasmática do corante é medida. O *volume plasmático* é então facilmente calculado pela diluição do corante. O *volume sanguíneo total* pode ser calculado a partir do volume plasmático se também for determinado a porcentagem de glóbulos vermelhos presentes no sangue (o *hematócrito*), que é obtido pela centrifugação de uma amostra de sangue.

O volume de líquido extracelular é determinado pela injeção de uma substância que atravessa as paredes dos capilares e distribui-se no sangue e nos espaços intersticiais, mas não penetra nas células. Tal substância é o polissacarídeo inulina (também utilizada em estudos da função renal; ver Cap. 9). A inulina, que tem um peso molecular de aproximadamente 5.000, distribui-se uniformemente no espaço extracelular, porém não é metabolizada e não penetra nas células. Portanto, a sua diluição indica o volume extracelular

Tabela 3.2 Compartimentos de líquido corpóreo em vertebrados representativos. Todos os valores estão expressos em porcentagem do peso corpóreo. As pequenas diferenças apresentadas são de significado incerto e podem ser devidas a diferentes técnicas, diferenças na quantidade de gordura do corpo do animal, etc. O volume sanguíneo dos peixes teleósteos, contudo, é consistentemente menor que o de outros vertebrados.

Animal	Água corpórea total (%)	Água intracelular (%)	Água extracelular (%)	Volume sanguíneo (%)
Lampréia ^a	76	52	24	8,5
Caçãob	71	58	13	6,8
Carpa (água doce) ^c	71	56	15	3,0
Vermelho (marinho) ^c	71	57	14	2,2
Rã ^d	79	57	22	5,3
Jacaré ^e	73	58	15	5,1
Cobra ^e	70	52	17	6,0
Pomba ^f	–	–	–	9,2
Coruja ^f	–	–	–	6,4
Cabra ^g	76	40	27	9,9

^aThorson (1959), ^bThorson (1958), ^cThorson (1961), ^dThorson (1964) ^eThorson (1968), ^fSond and Gilbert (1958), ^gShkoinik e col. (1972).

total. O volume do líquido intersticial é calculado como a diferença entre o volume extracelular total e o volume plasmático.

A água corpórea total pode, naturalmente, ser determinada pelo sacrifício do organismo e sua desidratação. Contudo, a técnica de diluição é menos drástica e mais conveniente. Hoje em dia, a substância mais comumente utilizada é a água marcada com trítio, isótopo radioativo de hidrogênio. Uma pequena quantidade de água tritiada é injetada; esta difunde-se através das paredes dos capilares e das membranas celulares sem dificuldade, distribuindo-se rapidamente e de modo uniforme por toda a água corpórea. A determinação da radioatividade de qualquer amostra de um líquido corpóreo pode ser usada para o cálculo do volume no qual a água tritiada injetada foi diluída. Na verdade, nem é necessário coletar uma amostra de sangue, pois se a bexiga urinária for esvaziada antes do experimento, uma amostra de urina recentemente coletada será mais representativa da água corpórea que uma amostra de água obtida por meio de qualquer outra fonte.

A tabela 3.2 fornece a água corpórea total e sua distribuição nos volumes intra e extracelular para alguns vertebrados selecionados. A água corpórea total nos vertebrados aquáticos e terrestres é da mesma magnitu-

de, aproximadamente 70%, mas existem variações em ambas direções. A distribuição entre os volumes intra e extracelulares também é bastante uniforme, mas com algumas discrepâncias.

O volume sanguíneo dos vertebrados corresponde normalmente entre 5 e 10% do peso corpóreo, exceto nos peixes teleósteos, que em geral têm volumes sanguíneos de apenas 2 e 3% do peso corpóreo, e os elasmobrânquios e ciclóstomos que apresentam volumes entre 6 e 10% do peso do corpo. Os vertebrados de respiração aérea (anfíbios, répteis, aves e mamíferos) têm volumes sanguíneos entre 5 e 10%. Portanto, pode-se dizer que os vertebrados de modo geral têm volumes sanguíneos entre 5 e 10%, com exceção dos peixes teleósteos, que possuem volumes sanguíneos substancialmente menores. No presente momento, o significado funcional dessa diferença é incerta.

Padrões circulatórios

Cada classe de vertebrados tem um tipo muito uniforme de circulação, mas as diferenças entre as classes são substanciais. À medida que a vida dos vertebrados passa de aquática para terrestre, a circulação torna-se mais complexa.

Existem duas consequências importantes decorrentes da disposição da circulação nos mamíferos, ambas evidentes na figura 3.4. Primeiro, o fluxo sanguíneo através dos pulmões deve ser igual ao fluxo sanguíneo através do restante do corpo (exceto por pequenas variações transitórias que podem ser provocadas por ligeiras alterações no volume cardíaco durante um ou alguns batimentos). Segundo, como as duas metades do coração contraem-se simultaneamente, conforme o sangue é ejetado do coração, todo o volume ejetado deve ser acomodado por meio de variações no volume dos vasos sanguíneos elásticos.

Os peixes e os mamíferos representam dois extremos na circulação dos vertebrados, como vimos na figura 3.4. Há uma separação gradual do coração em duas bombas isoladas à medida que os vertebrados evoluem da vida aquática para a respiração completamente terrestre. Cada classe de vertebrado tem características determinadas e alguns comentários ajudarão a explicar essas diferenças.

Ciclóstomos

O sistema circulatório dos ciclóstomos difere daquele de todos os outros vertebrados. É um sistema parcialmente aberto com grandes seios sanguíneos, ao invés de um sistema fechado como nos outros vertebrados. Sua característica mais notável é que além do coração normal (o *coração branquial*), esses animais têm diversos corações acessórios, especialmente no sistema venoso. Existem três grupos de corações acessórios: o *coração porta*, que recebe sangue venoso da veia cardinal e do intestino e bombeia esse sangue para o fígado; os *corações cardinais*, que estão localizados nas veias cardinais e ajudam a impulsionar o sangue; e os *corações caudais*, que são expansões pareadas das veias caudais. Além destes corações acessórios, todos localizados no sistema venoso, as brânquias atuam na propulsão do sangue arterial. Isso é conseguido pela contração de elementos musculares estreitos existentes nas brânquias e nos ductos branquiais, que ajudam a impulsionar o sangue no sistema arterial (Johansen, 1960).

Os corações caudais dos ciclóstomos são particularmente interessantes porque diferem quanto ao formato de todos os outros corações (Fig. 3.5). Uma haste longitudinal de cartilagem separa duas câmaras e contrações alternadas bilaterais dos músculos fazem com que a

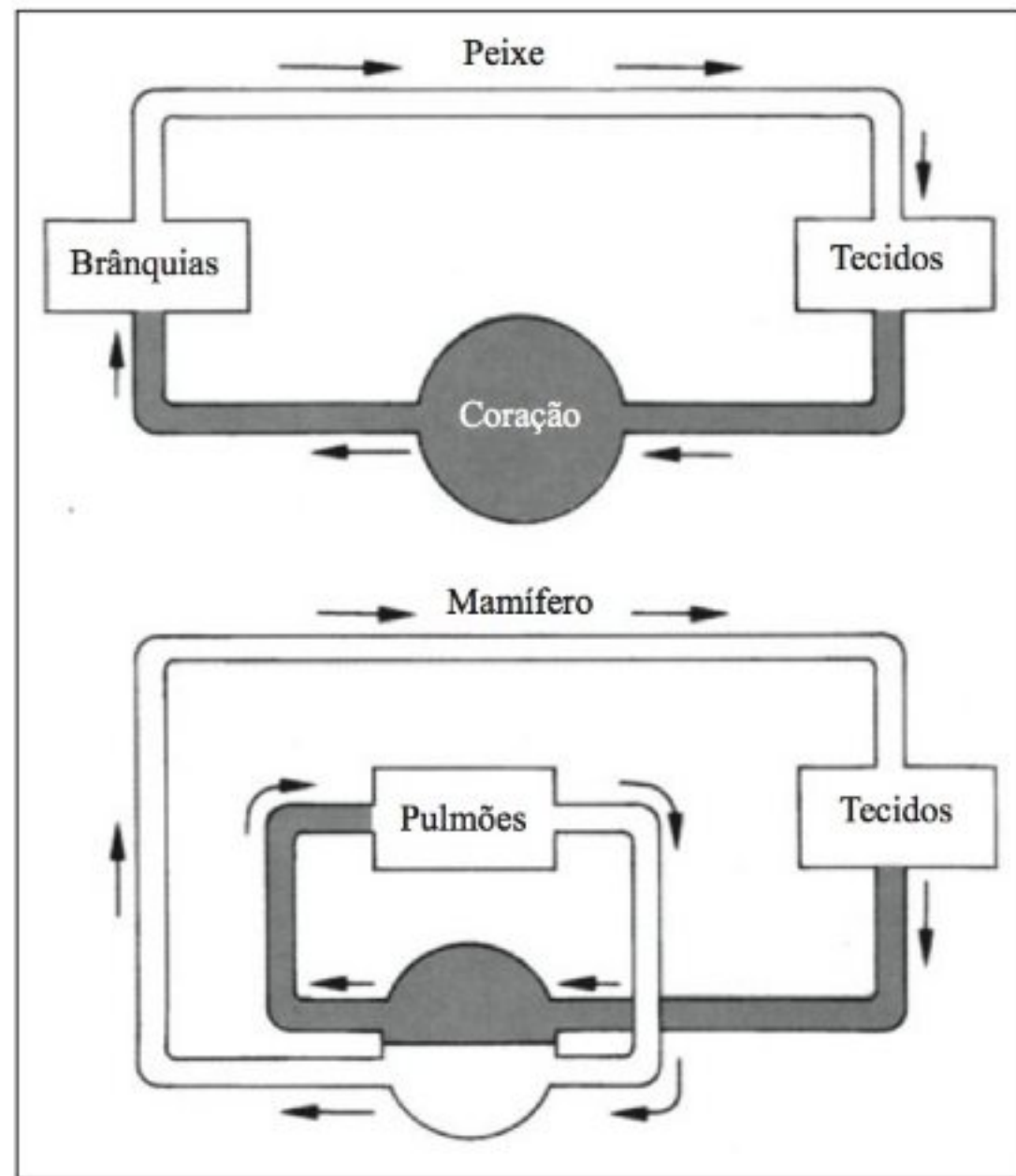


Fig. 3.4 No sistema circulatório de um peixe, o sangue é bombeado pelo coração, passa através das brânquias e daí vai para os tecidos. Nos mamíferos, o sangue é bombeado para os pulmões e depois retorna ao coração antes de ser levado aos tecidos por um segundo bombeamento. A disposição nos mamíferos permite uma pressão sanguínea mais alta nos tecidos que nos pulmões.

haste seja flexionada. Quando os músculos de um lado se contraem, os do lado oposto produzem pressão para expulsar o sangue naquele lado. Simultaneamente, aumenta o volume do lado que está se contraindo, de modo que esta câmara é preenchida com sangue. Por meio de contrações alternadas, as duas câmaras são preenchidas e esvaziadas em fases opostas, enquanto um sistema adequado de válvulas garante um fluxo unidirecional.

Peixes

Os peixes, tanto teleósteos como elasmobrânquios, apresentam um coração que consiste de duas câmaras em série, um átrio e um ventrículo. No lado venoso, o coração é precedido, na altura da veia, por uma câmara

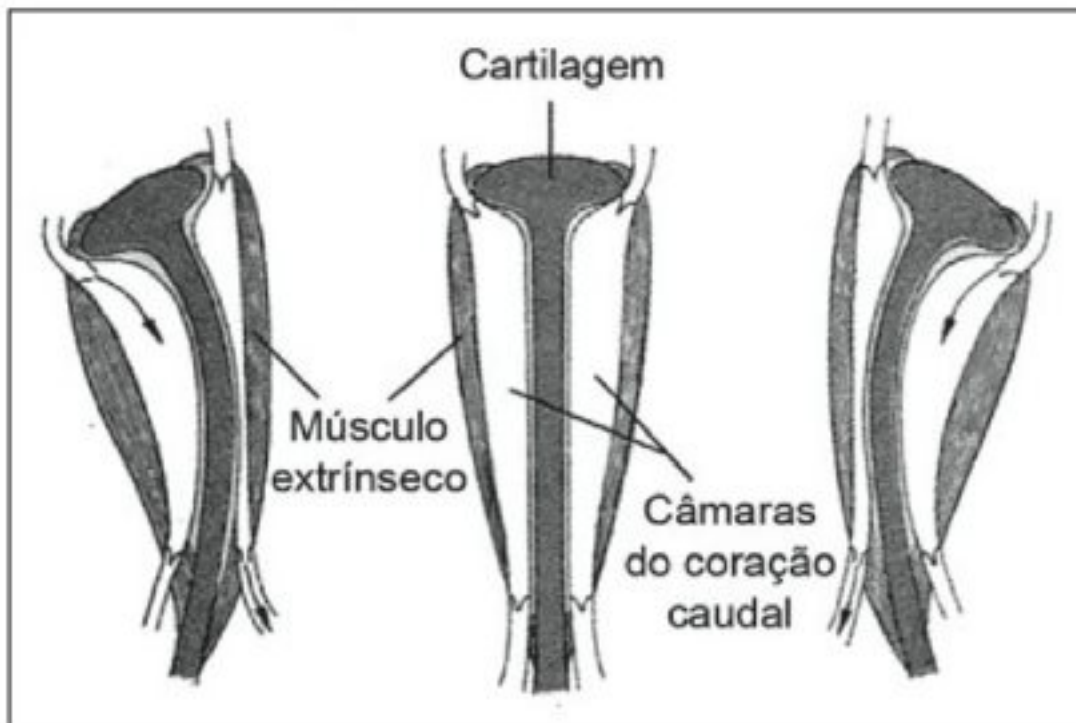


Fig. 3.5 O coração caudal do peixe-bruxa é diferente dos outros corações de vertebrados. Uma cartilagem central é flexionada por contrações alternadas de músculos dos dois lados, que também servem como paredes para as duas câmaras. Quando os músculos de um lado se contraem, a câmara nesse lado fica cheia de sangue, enquanto o sangue é expelido do outro lado. As válvulas ajudam a assegurar um fluxo sanguíneo unidirecional (Gordon, 1972).

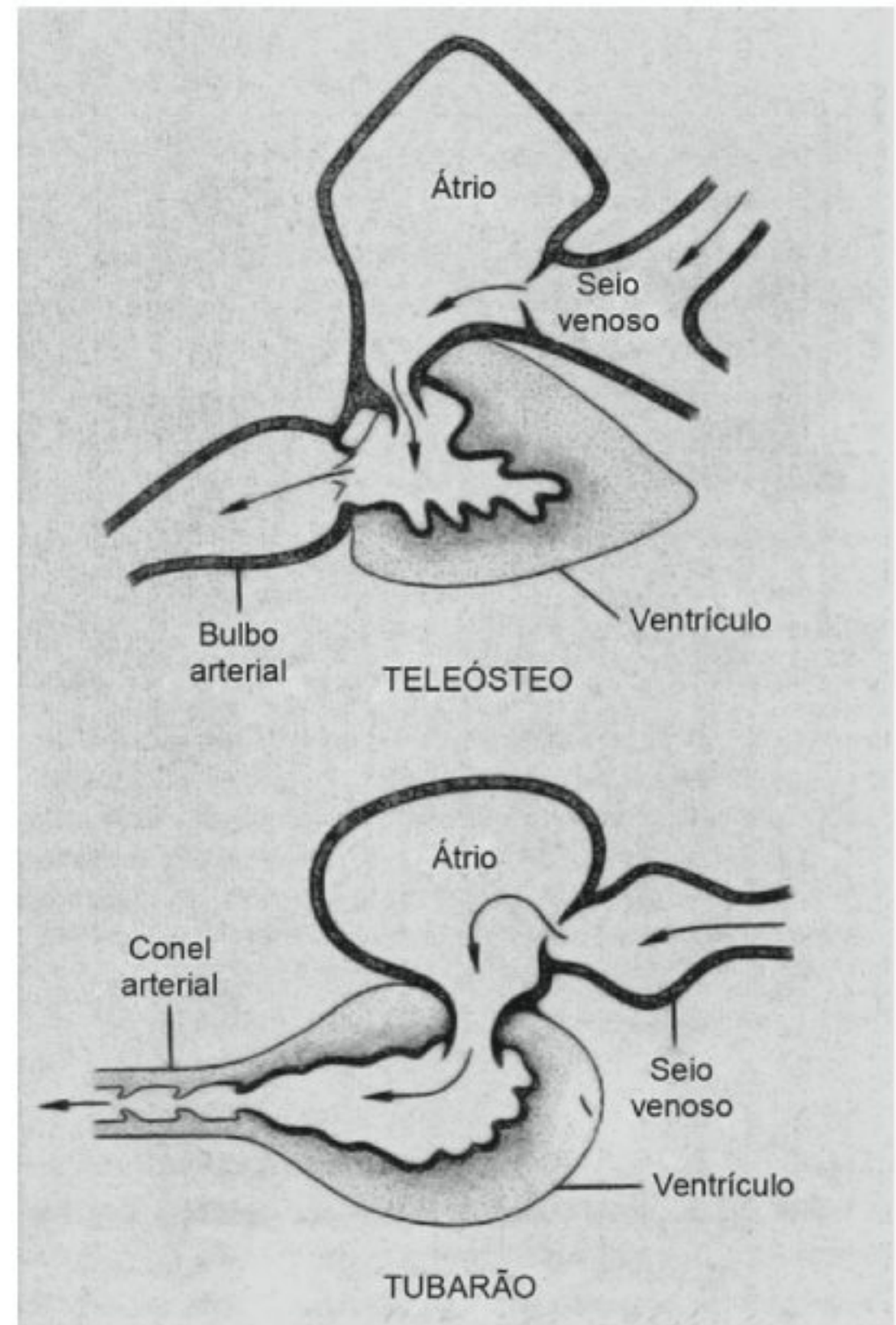


Fig. 3.6 O coração de duas câmaras do peixe é precedido por uma grande cavidade venosa que fornece sangue para o enchimento do átrio. O coração ejeta sangue para dentro de uma parte espessada da artéria, o bulbo arterial (nos teleósteos) ou cone arterial (nos elasmobrânquios) (Randall, 1970).

maior ou seio, o *seio venoso*, que ajuda a assegurar o fluxo sanguíneo contínuo para o coração.

No lado arterial, o coração do teleósteo é imediatamente seguido por uma parte muscular espessada da aorta ventral, o *bulbo arterial* (Fig. 3.6). O coração do elasmobrânquio tem uma parte espessada localizada de forma semelhante, o *cone arterial*, desenvolvido a partir do músculo cardíaco. Ele é fibroso e equipado com válvulas que evitam o fluxo sanguíneo reverso para o interior do ventrículo. Isso é particularmente importante porque o coração do elasmobrânquio, localizado numa câmara

rígida, pode produzir pressões negativas. Uma pressão negativa no coração facilita o enchimento por “sucção” do átrio a partir dos grandes seios venosos.

A sequência de eventos num coração de peixe, durante um ciclo de contração, pode ser seguido no traçado de pressão apresentado na figura 3.7. Durante a contração ventricular, a pressão sanguínea é elevada e esta pressão é transmitida para o bulbo arterial. Quando o ventrículo relaxa, o fluxo reverso do bulbo é evitado pelas válvulas e, portanto, a pressão alta persiste no bulbo mesmo depois que o ventrículo começa a relaxar.

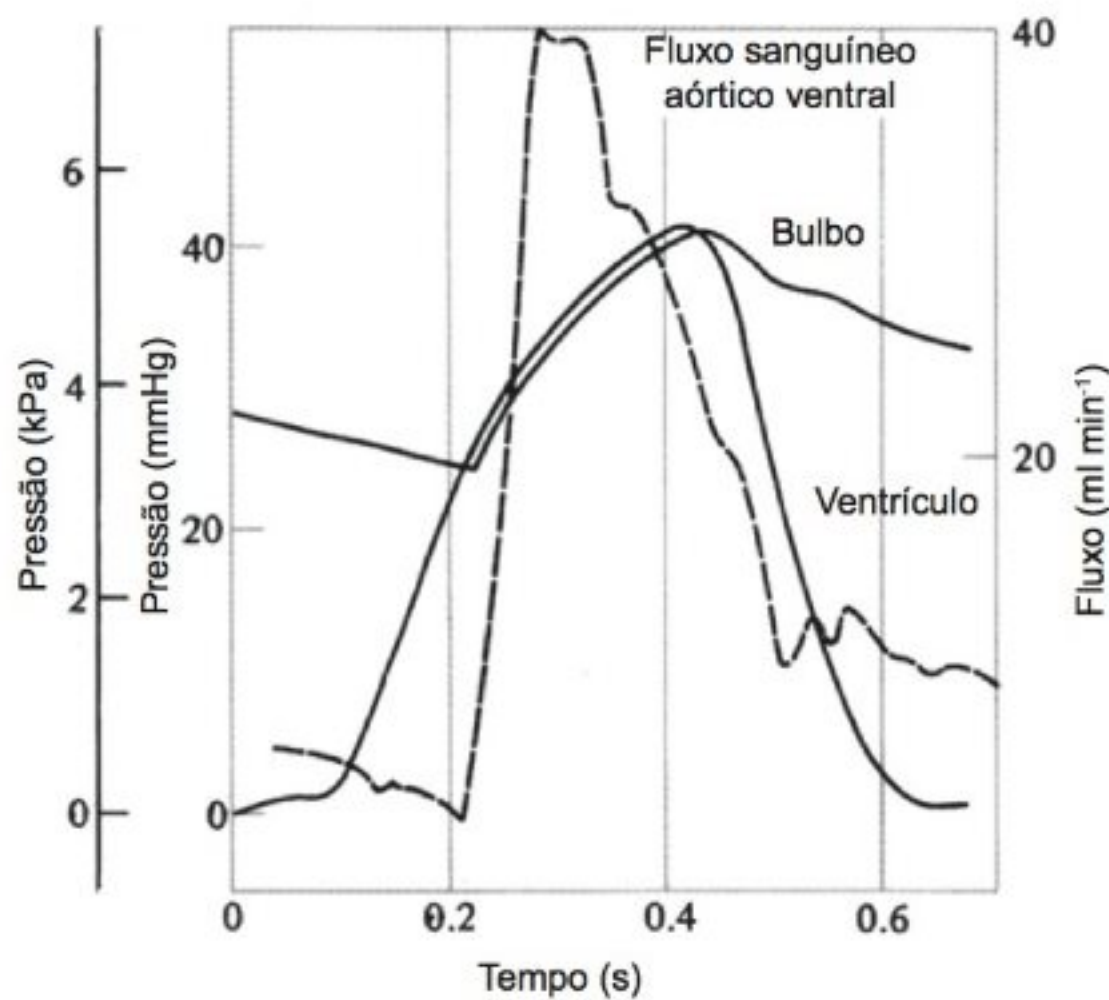


Fig. 3.7 Variações de pressão no coração de um bacalhau (*Ophiodon elongatus*) durante um único ciclo de contração em relação ao fluxo sanguíneo aórtico ventral (Randall, 1970).

As propriedades elásticas do bulbo cheio servem para manter um fluxo sanguíneo na aorta ventral durante o período diastólico do batimento cardíaco.

Durante a contração ventricular, a sístole, o coração diminui de volume e, devido ao coração do elasmobrânquio ser localizado numa câmara rígida, a diminuição do volume faz com que seja produzida uma pressão negativa nesta câmara. No tubarão “Port Jackson”, a pressão no ventrículo durante a contração eleva-se acima de 30 mmHg (4,0 kPa) e a simultânea pressão negativa no átrio e no seio venoso pode ser menor de -4 mmHg (-0,6 kPa) (Satchell, 1970). A menos que o grande seio e as veias a ele associadas pudessem fornecer um volume igual de sangue que fluísse para o interior do átrio durante a contração ventricular, a pressão negativa apenas prejudicaria a contração. Entretanto, com o influxo sanguíneo, a pressão negativa não se torna excessiva, mas serve meramente para encher o átrio. O átrio cheio contrai-se e impulsiona o sangue para o interior do ventrículo, que está vazio e relaxado; o refluxo para o interior do seio é impedido por válvulas. Portanto, nesta parte do ciclo, o sangue é meramente transferido do átrio para o ventrículo, enquanto o volume do pericárdio permanece constante.

Nos vertebrados de respiração aérea, o seio venoso e o bulbo arterial têm importância reduzida, e no coração dos mamíferos eles não se encontram presentes como estruturas isoladas.

Peixes pulmonados

A principal modificação evolutiva nos peixes pulmonados é que, além das brânquias, eles apresentam pulmões como órgãos respiratórios. As brânquias recebem em parte sangue que já passou pelos pulmões. Se as brânquias fossem semelhantes àsquelas dos peixes comuns, tal condição poderia ser desfavorável, pois um peixe pulmonado que nadasse numa água pobre em oxigênio perderia oxigênio do sangue para a água que flui através das brânquias. Contudo, as brânquias dos peixes pulmonados sofreram degeneração e alguns dos arcos branquiais permitem um fluxo sanguíneo direto através destes (Johansen, 1970).

O átrio do coração é dividido em duas câmaras por um septo e o ventrículo é parcialmente dividido. O coração dos peixes pulmonados lembra de alguma forma o coração completamente dividido dos mamíferos, aves e crocodilos. Ele apresenta, na realidade, uma divisão estrutural maior que de qualquer anfíbio (Foxon, 1955).

O sangue proveniente dos pulmões retorna ao átrio esquerdo e o átrio direito recebe sangue da circulação geral. A divisão parcial do ventrículo tende a manter as duas correntes sanguíneas separadas, de modo que o sangue oxigenado tende a fluir para o interior dos dois primeiros arcos branquiais e suprir a cabeça com sangue relativamente rico em oxigênio. O sangue menos oxigenado do lado direito do coração flui através dos arcos branquiais posteriores, passando para a aorta dorsal e em parte para os pulmões. Os peixes pulmonados representam o começo de uma completa separação entre a circulação pulmonar e a do restante do corpo.

Anfíbios

O coração dos anfíbios modernos (rãs, sapos, salamandras) apresenta dois átrios completamente separados, mas apenas um ventrículo não dividido. O átrio esquerdo recebe sangue oxigenado dos pulmões e o átrio direito recebe sangue venoso da circulação sistêmica geral. Apesar de o ventrículo não ser dividido, os dois tipos de sangue tendem a não se misturar, de modo que o sangue oxigenado passa para a circulação geral e o sangue

pobre em oxigênio entra separadamente na circulação pulmonar.

A artéria pulmonar também envia ramificações para a pele; isto é importante porque a pele úmida do anfíbio é o principal local de tomada de oxigênio. A disposição anatômica do coração inclui um desvio de curso em forma de sulco no cone arterial (conhecido como *válvula espiral*), que parece ser importante para manter as correntes sanguíneas separadas.

Façamos, a seguir, o acompanhamento do sangue circulante e de seu teor de oxigênio numa rã (ver Fig. 3.8). O único ventrículo do coração bombeia sangue para o interior do cone arterial, que separa o fluxo em duas correntes quase iguais, uma fluindo para a artéria sistêmica que supre o corpo todo com sangue de alta saturação ($S = 85\%$), e a outra corrente com baixo teor de oxigênio ($S = 47\%$), passando para a artéria pulmocutânea. Esta artéria, por sua vez, supre tanto a pele como os pulmões.

Quando a rã respira o ar atmosférico, o sangue que sai dos pulmões é bem oxigenado ($S = 96\%$) e o sangue proveniente da pele também tem um maior teor de oxigênio, porém, mistura-se com sangue venoso dos tecidos. As duas correntes que retornam ao coração permanecem quase que completamente separadas no interior do ventrículo com uma única câmara. O resultado é que a mistura é pouco significativa e a artéria sistêmica pode conter sangue com alto grau de saturação de oxigênio.

Existe alguma vantagem nesse tipo de disposição? Quando a rã é submersa, não ocorre troca de gases nos pulmões e a pele assume o papel de único órgão para as trocas gasosas. Há ainda uma outra alteração; há um aumento do fluxo sanguíneo sistêmico para a pele (Moalli e col., 1980) e, como consequência, o sangue venoso misturado que retorna ao coração transporta mais oxigênio.

Répteis

Em um réptil não-crocodiliano, os átrios são completamente separados, mas o ventrículo é apenas parcialmente dividido. Mesmo assim, as correntes de sangue oxigenado e não-oxigenado são mantidas bem separadas de modo que ocorre muito pouca mistura do sangue, existindo de fato uma circulação dupla bem desenvolvida. Dessa maneira, a divisão incompleta do ventrículo, nos anfíbios e répteis não-crocodilianos não

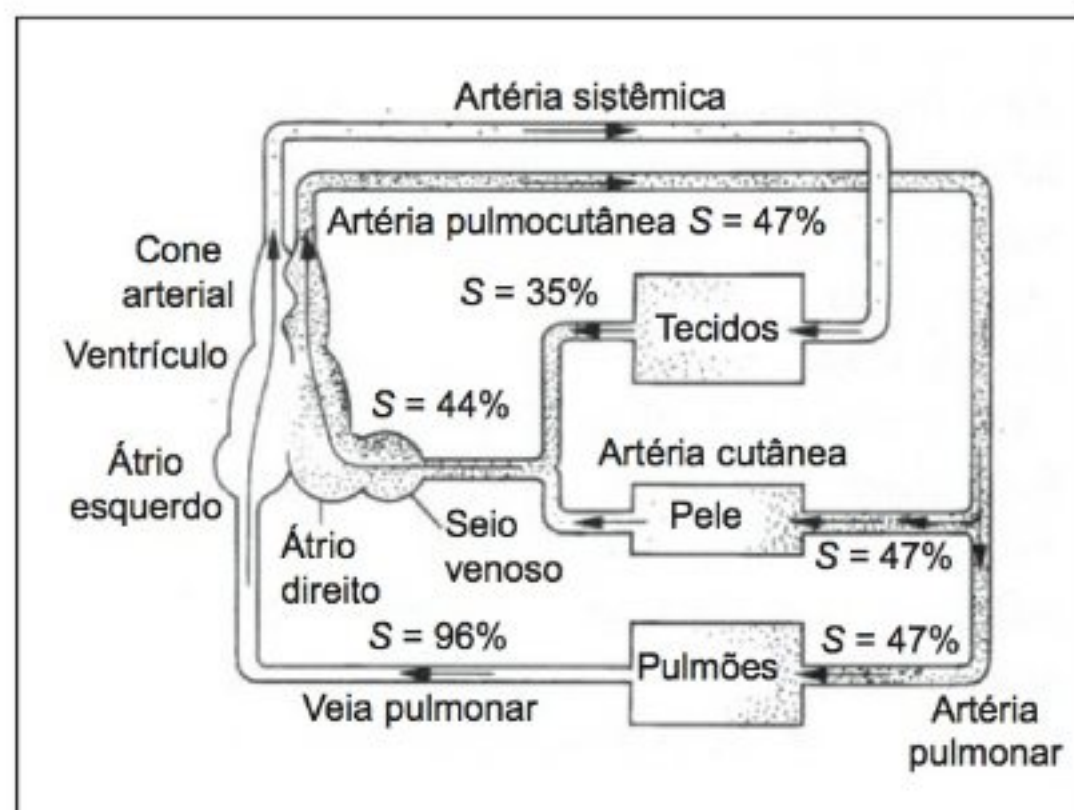


Fig. 3.8 Circulação na rã e o grau de saturação (S) do sangue. Apesar do ventrículo possuir somente uma câmara, os sangues provenientes dos pulmões e do restante do corpo quase não se misturam (Tazawa e col., 1979).

pode ser interpretada simplesmente com base na aparência anatômica; as correntes sanguíneas permanecem muito mais separadas do que fazem supor as considerações anatômicas.

Nos crocodilos, ambas as câmaras cardíacas são completamente divididas. Esta separação completa é confundida pelo fato peculiar de que o arco aórtico origina-se do ventrículo direito e, portanto, deve receber sangue venoso. Contudo, há um orifício ou forame conectando os dois arcos aórticos.

Esta peculiaridade anatômica tem sido usada como argumento de que a circulação do crocodilo permite a mistura dos sangues oxigenado e não-oxigenado, mas um estudo mais cuidadoso demonstra que os dois tipos de sangue continuam separados e que ambos os arcos aórticos conduzem sangue oxigenado não-misturado (White, 1956). Contudo, durante o mergulho, a circulação é modificada: o fluxo sanguíneo para os pulmões diminui e a maior parte do débito do ventrículo direito é ejetado no arco aórtico esquerdo. Este desvio permite um redirecionamento do sangue durante o mergulho e um contorno parcial ou completo dos pulmões.

Aves e mamíferos

A divisão do coração e a separação em circulações pulmonar e sistêmica são completas nas aves e mamíferos. Isto tem uma importante consequência: a pressão pode ser diferente nas circulações pulmonar e sistêmica.

A resistência ao fluxo no sistema pulmonar é muito menor que na circulação sistêmica e a pressão sanguínea na circulação pulmonar é somente uma pequena fração da pressão na parte sistêmica. A pressão média na aorta humana pode chegar a 100 mmHg (13 kPa) e na artéria pulmonar, atinge menos de 20 mmHg (2 kPa). Tal diferença não seria, evidentemente, possível se a separação do coração fosse incompleta. Como já foi discutido, a separação incompleta foi mantida tanto em anfíbios como em répteis. Esta disposição pode ter outras vantagens, uma delas seria que o sangue da circulação pulmonar não precisaria ser igual ao da sistêmica.

Existem algumas diferenças entre a circulação nas aves e mamíferos que são de grande importância na anatomia comparativa. Por exemplo, os mamíferos mantêm o arco aórtico esquerdo, enquanto as aves mantêm o direito. Uma diferença de importância fisiológica é que os rins de todos os vertebrados não-mamíferos recebem sangue venoso da parte posterior do corpo (a *circulação porta renal*). As aves mantiveram esta circulação porta renal, porém, ela está ausente nos mamíferos. Essa diferença é importante para o entendimento da função renal (Cap. 9).

Coração e débito cardíaco

Geralmente, um animal pequeno tem uma maior taxa de consumo de oxigênio por unidade de massa que um animal grande e, portanto, o coração do animal pequeno deve suprir oxigênio a uma taxa mais alta. Já foi discutido que a capacidade sanguínea de oxigênio de mamíferos pequenos e grandes é semelhante; como consequência, o coração dos pequenos mamíferos deve bombear sangue a uma taxa maior.

O aumento necessário é conseguido por meio de uma bomba maior, de um volume sistólico maior ou de uma frequência maior?

Tamanho dos corações dos vertebrados

Os tamanhos dos corações de vários mamíferos estão plotados na figura 3.9. Como esperado, o tamanho do co-

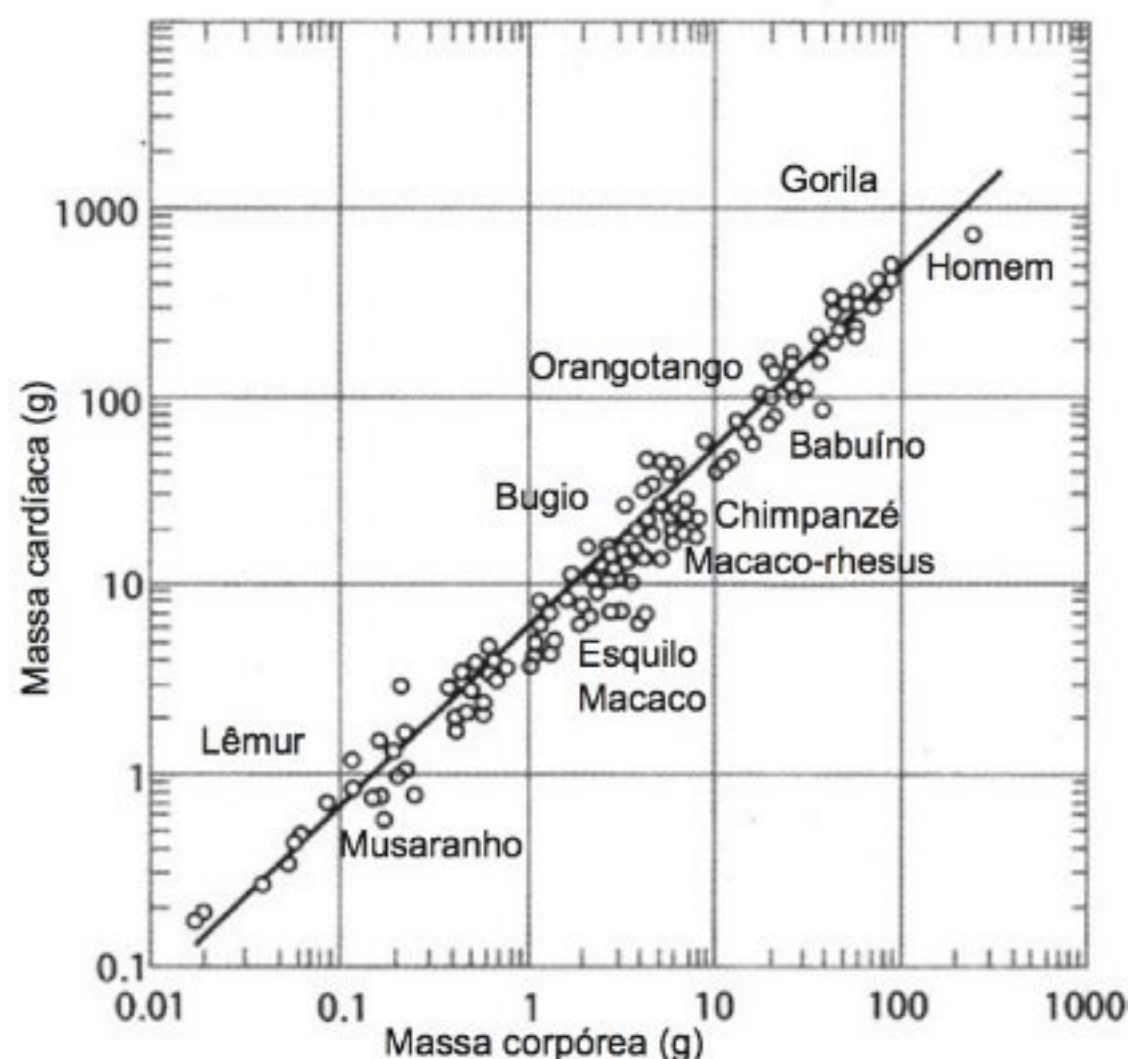


Fig. 3.9 Tamanho do coração de mamíferos em relação ao tamanho corpóreo. O tamanho do coração é quase proporcional ao tamanho corpóreo e constitui 0,6% da massa do corpo nos mamíferos pequenos e grandes. O tamanho do coração de uma ampla variedade de primatas encontra-se incluído no intervalo de variação para outros mamíferos (Stahl, 1965).

ração aumenta com o tamanho corpóreo, mas, surpreendentemente, em relação ao tamanho corpóreo, pequenos e grandes mamíferos têm aproximadamente o mesmo tamanho do coração. Se a massa cardíaca fosse exatamente proporcional à massa corpórea, a inclinação da reta de regressão na figura 3.9 seria 1,0; a inclinação real é 0,98, que estatisticamente não difere da proporcionalidade exata. A equação para a reta é $M_h = 0,0059 M_b^{0,98}$, que significa que a massa cardíaca média (M_h) do mamífero é 0,59% da massa corpórea (M_b em quilogramas), independentemente do tamanho do mamífero.

O tamanho do coração das aves pode ser descrito por uma equação semelhante: $M_h = 0,0082 M_b^{0,91}$ (Lasiewski e Calder, 1971). Esta equação enuncia que o tamanho do coração não é estritamente proporcional ao tamanho corpóreo; o expoente da massa corpórea é significativamente menor que 1,0, o que quer dizer que, em relação ao tamanho corpóreo, aves maiores tendem a ter um coração ligeiramente menor que aves de tamanho pequeno. É esperado que uma ave de 1 kg tenha um coração de 8,2 g; para um mamífero do mesmo tamanho, a expectativa é de um coração de 5,9 g.

Os tamanhos dos corações dos répteis e anfíbios não são tão bem estudados, mas os dados disponíveis indicam que o tamanho do coração de um réptil é aproximadamente 0,51% do peso do corpo; e de um anfíbio, 0,46%. Essas proporções são apenas ligeiramente menores que nos mamíferos, apesar de a taxa metabólica dos répteis e anfíbios serem aproximadamente um décimo daquela dos mamíferos. Os peixes têm também um coração menor, aproximadamente 0,2% do peso corpóreo.

Para resumir, se comparadas as diferentes classes, ou animais de tamanhos distintos dentro de uma classe, as grandes diferenças nas taxas metabólicas dos vertebrados não se refletem claramente no tamanho do coração. As diferenças na demanda de oxigênio devem, portanto, refletir-se principalmente na frequência de bombeamento, já que o volume sistólico depende do tamanho do coração e a quantidade de oxigênio contido em cada volume de sangue não depende do tamanho corpóreo.

Frequência dos batimentos cardíacos

A frequência dos batimentos cardíacos, ou frequência de pulsação, é normalmente dada como o número de batimentos cardíacos por minuto. A frequência de pulsação para um homem adulto em repouso é de aproximadamente 70 por minuto; durante o exercício, é aumentada diversas vezes.

A frequência cardíaca é, de modo evidente, inversamente proporcional ao tamanho corpóreo. Um elefante que pesa 3.000 kg tem uma taxa de pulsação no repouso de 25 por minuto e um musaranho de 3 g, o menor mamífero, tem uma frequência de pulsação em repouso acima de 600. Isso significa que no musaranho o coração passa por 10 ciclos de contração completos por segundo, um ritmo quase inacreditável. Durante a atividade, a frequência cardíaca aumenta ainda mais; mais de 1.200 batidas/minuto foi medido nos colibris (Lasiewski e col., 1967) e em pequenos morcegos durante o voo (Studier e Howell, 1969).

Se a frequência cardíaca for plotada em relação à massa corpórea, em coordenadas logarítmicas, os pontos ficarão situados junto a uma reta (Fig. 3.10). A equação da reta é $f_h = 241M_b^{-0,25}$. A inclinação da reta de regressão é negativa; ou seja, quanto maior for a massa corpórea (M_b em quilogramas), menor será a frequência cardíaca (f_h).

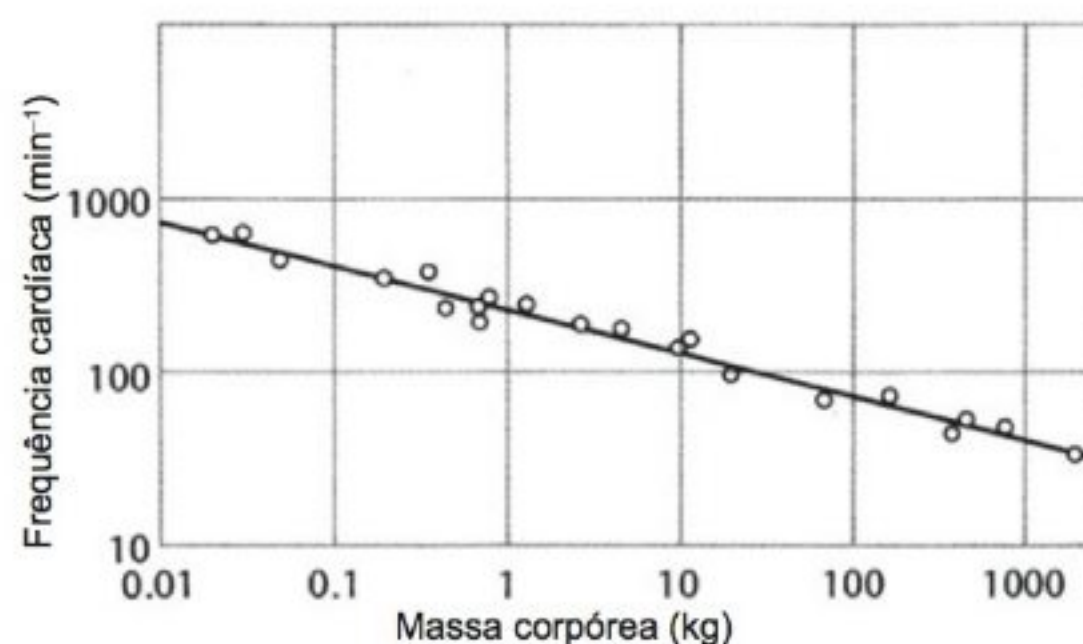


Fig. 3.10 Relação entre a frequência cardíaca e o tamanho dos mamíferos. A frequência cardíaca é maior nos animais pequenos do que nos grandes. Se os dados observados forem plotados em coordenadas logarítmicas, ficarão agrupados em torno de uma reta, que pode ser representada por uma equação logarítmica (ver texto) (Stahi, 1967).

Além da inclinação da reta ser negativa, a informação mais significativa contida nessa equação é o valor numérico da inclinação, que é 0,25. Este valor é exatamente o mesmo que o da reta de regressão entre a massa corpórea e o consumo de oxigênio por unidade de massa corpórea durante o repouso, a *taxa específica de consumo de oxigênio* (ver Cap. 5).*

Temos agora duas importantes informações: (1) o tamanho da bomba, o coração, continua sendo uma porcentagem fixa da massa corpórea, e (2) o aumento da taxa de bombeamento (a frequência cardíaca) no mamífero menor aumenta na proporção exata da demanda de oxigênio. Consideremos, então, o volume sanguíneo bombeado pelo coração.

Débito cardíaco

O volume sanguíneo bombeado pelo coração por unidade de tempo é normalmente chamado de *débito cardíaco* ou volume cardíaco minuto. Nos corações com separação completa dos ventrículos, a expressão refere-se somente ao débito cardíaco de um lado do coração.

O débito cardíaco pode ser determinado de diferentes maneiras. Um método comumente utilizado é conhecido como *princípio de Fick*. Ele depende do simples fato de

* A palavra *específica*, aqui utilizada à frente de uma quantidade física, tem o significado recomendado “dividido pela massa”. Por exemplo, o volume específico é o volume dividido pela massa.

que todo o oxigênio consumido (\dot{V}_{O_2}) pelo animal seja transportado pelo sangue ejetado do coração. Portanto, se for conhecida a diferença no teor de oxigênio do sangue arterial e venoso, pode-se calcular o débito cardíaco (\dot{Q}_h) por meio da seguinte equação.*

$$\dot{V}_{O_2} = \dot{Q}_h (C_{aO_2} - C_{vO_2})$$

Para determinar o débito cardíaco, pode-se determinar (1) a taxa de consumo de oxigênio, (2) o teor de oxigênio no sangue arterial e (3) o teor de oxigênio no sangue venoso. Uma amostra de sangue arterial pode ser obtida de qualquer artéria, mas o sangue venoso deve ser obtido como sangue venoso misto (ou seja, do lado direito do coração ou da artéria pulmonar). O sangue venoso de qualquer outro lugar não será suficiente, pois órgãos distintos removem diferentes quantidades de oxigênio do sangue que passa por eles. Uma amostra de sangue venoso misto é mais facilmente obtida do lado direito do coração, ao se introduzir um cateter numa veia e avançá-lo até alcançar o coração. Este é um procedimento amplamente utilizado e relativamente inofensivo.

Durante a atividade, quando o consumo de oxigênio aumenta, o débito cardíaco também aumenta, mas não proporcionalmente ao aumento do consumo de oxigênio. Parte do aumento é coberto por um aumento na diferença arteriovenosa de oxigênio (isto é, durante a atividade, a quantidade de oxigênio extraído do sangue aumenta).

Determinações do débito cardíaco de acordo com o princípio de Fick podem ser executadas somente em animais que têm uma separação cardíaca completa entre o sangue arterial e venoso, como acontece com os mamíferos e aves. Nos anfíbios e répteis, nos quais existe a possibilidade de mistura dos sangues arterial e venoso no coração, esse princípio não pode ser empregado. Contudo, nos peixes o princípio se aplica: a amostra de sangue venoso pode ser coletado do coração ou próximo a ele (porém, antes das brânquias) e o sangue arterial,

de qualquer artéria (depois das brânquias). Esse método pode ser enganoso se houver tomada apreciável de oxigênio através da pele.

Outros métodos para determinação do débito cardíaco estão baseados numa variedade de princípios. Um deles consiste em injetar um corante de fácil medida, em um momento conhecido, numa veia que desemboca no coração. Pouco tempo depois, o corante aparecerá no lado arterial e, integrando-se a curva que representa a concentração do corante à medida que rapidamente aumenta e novamente desaparece na artéria, é possível calcular o débito cardíaco.

Em princípio, o método da termodiluição é semelhante. Um volume conhecido de solução salina é injetado na veia; se a solução estiver mais fria que o sangue, haverá uma diminuição transitória da temperatura do sangue arterial. Novamente, a curva integrada fornece a informação sobre o fluxo sanguíneo (isto é, o débito cardíaco).

O débito cardíaco (\dot{Q}_h em milímetros por minuto) é o produto da frequência cardíaca (f_h por minuto) e do volume sanguíneo ejetado numa contração, o volume sistólico (V_h em milímetros):

$$\dot{Q}_h = f_h \cdot V_h$$

Um aumento no débito cardíaco pode ser, portanto, obtido pelo aumento da frequência, ou pelo aumento do volume sistólico, ou ambos.

Comparemos dois animais altamente ativos, um pombo durante o voo e uma truta durante a natação rápida, para ver como esses animais ajustam seus débitos cardíacos (Tabela 3.3). Ambos aumentam o consumo de oxigênio aproximadamente na mesma proporção: 10 e 8 vezes, respectivamente. O pombo aumenta sua frequência cardíaca em quase 6 vezes, porém, a truta, nadando à máxima velocidade, aumenta sua frequência cardíaca somente em um terço. As alterações no volume sistólico são diferentes: o pombo, de fato, apresenta uma ligeira diminuição no volume sistólico, porém, a truta mais do que duplica esse volume. Nenhum desses animais aumenta o débito cardíaco proporcionalmente ao consumo de oxigênio. Isso ocorre porque o teor de oxigênio no sangue venoso diminui durante a atividade; em outras palavras, mais oxigênio é retirado de cada volume de sangue antes dele retornar ao coração. Esse

* Nas equações relativas ao metabolismo de gases V normalmente significa volume e \dot{V} (V ponto) a derivada temporal de V (ou seja, volume por unidade de tempo). O subscrito (nesse caso O_2) é escolhido para facilitar o reconhecimento. \dot{Q} refere-se à quantidade de sangue, \dot{Q} ao fluxo sanguíneo por unidade de tempo e \dot{Q}_h ao débito cardíaco. C refere-se à concentração de gases no sangue, C_a ao sangue arterial e C_v ao sangue venoso.

Tabela 3.3 A demanda aumentada de oxigênio num pombo durante o voo é satisfeita principalmente por um aumento da frequência cardíaca, enquanto o volume sistólico, na realidade, decresce um pouco. Numa truta durante a natação, ao contrário, a resposta cardíaca é principalmente um volume sistólico aumentado, com apenas um pequeno aumento na frequência cardíaca. Tamanho corpóreo do pombo, 0,44 kg; da truta, 0,9–1,5 kg (Butler e col., 1977; Kiceniuk e Jones, 1977).

	Repouso	Atividade	Aumento
<i>Pombo durante o voo:</i>			
<i>consumo de oxigênio aumentado 10 vezes</i>			
f_h (min ⁻¹)	115	670	5,8×
\dot{V}_h (ml)	1,70	1,59	0,9×
Q_h (min ⁻¹)	195,5	1065	5,4×
<i>Truta durante a natação:</i>			
<i>consumo de oxigênio aumentado 8 vezes</i>			
f_h (min ⁻¹)	37,8	51,4	1,36×
\dot{V}_h (ml)	0,46	1,03	2,24×
Q_h (min ⁻¹)	17,4	52,9	3,04×

fenômeno será novamente abordado mais adiante neste capítulo.

Distribuição do fluxo sanguíneo

O sangue não é igualmente distribuído em todas as partes do corpo; alguns órgãos são muito mais irrigados que outros, tanto em termos relativos como absolutos. A distribuição do sangue nos principais órgãos do homem em repouso é apresentada na tabela 3.4.

Os quatro órgãos mais intensamente perfundidos – rins, fígado, coração e cérebro – constituem apenas 5% da massa corpórea, porém, recebem mais que a metade do débito cardíaco total. O fluxo sanguíneo relativo nos rins é maior que nos outros órgãos principais (apesar de o fluxo sanguíneo em alguns órgãos endócrinos, especialmente a tireóide e as adrenais, poder ser ainda maior). Por unidade de peso, os rins recebem cerca de 100 vezes mais sangue que os músculos em repouso.

Durante o exercício, o débito cardíaco é aumentado e a distribuição do fluxo sanguíneo é modificada. Isso acontece principalmente devido ao aumento da demanda de oxigênio dos músculos e porque a carga de trabalho imposta ao coração é elevada, como consequência do aumento no bombeamento.

Tabela 3.4 Fluxo sanguíneo para os principais órgãos de um homem de 70 kg em repouso (Dados de Folkow e Neil, 1971).

Órgão	Tamanho do órgão (kg)	Fluxo sanguíneo (litro min ⁻¹)	Fluxo sanguíneo (litro kg ⁻¹ min ⁻¹)
Rins	0,3	1,2	4,0
Fígado	1,5	1,4	0,9
Coração	0,3	0,25	0,8
Cérebro	1,4	0,75	0,5
Pele	2,5	0,2	0,08
Músculo	29	0,9	0,03
Restante	35	0,9	0,03
Total	70	5,6	

O fluxo sanguíneo para a pele é também bastante variável, modificando-se conforme a necessidade de regulação da temperatura. No frio, ocorre vasoconstrição na pele e o fluxo sanguíneo para essa região é mínimo; quando há necessidade de dissipar calor, como consequência de temperaturas ambientes altas ou aumento da produção de calor durante o exercício, o fluxo sanguíneo para a pele é enormemente aumentado. Este assunto será discutido adiante no capítulo 7.

Regulação do batimento cardíaco

O coração tem a capacidade inerente de contrair-se de modo rítmico, sem qualquer estímulo externo. Mesmo se o coração for completamente removido do corpo, poderá continuar batendo durante um tempo considerável: um coração de rã ou de tartaruga isolado bate de modo rítmico durante horas. Os corações dos mamíferos não continuam a bater por muito tempo, pois são muito mais sensíveis à temperatura e a um suprimento adequado de oxigênio. Visto que um coração isolado continua batendo por si só, sua capacidade em contrair-se de modo rítmico deve ser inerente. Uma excelente prova da contratilidade independente do coração é que o coração de um embrião

de galinha em desenvolvimento começa a bater antes de receber qualquer tipo de inervação, e que as células do músculo cardíaco que crescem em cultura de tecido também se contraem de modo rítmico, sem qualquer estímulo externo.

A contração do coração de mamíferos inicia-se numa pequena porção de músculo com características embrionárias, localizada onde a veia cava penetra no átrio direito. É o vestígio do seio venoso e é conhecido como *nó sinusal*. A contração propaga-se rapidamente pela musculatura dos dois átrios e, depois de um breve retardo, estende-se para a musculatura dos ventrículos. Quando a onda de contração alcança a separação entre os átrios e os ventrículos, uma porção de tecido, conhecida como *feixe atrioventricular*, conduz o impulso para os ventrículos que, então, depois de um breve retardo resultante da condução, contraem-se simultaneamente.

O nó sinusal, onde se origina a contração, é também conhecido como o *marcapasso* do coração. Ele inicia o batimento e estabelece a frequência devido à sua ritmicidade inerente. Como é sabido, a frequência cardíaca pode variar muito e dois mecanismos diferentes estão envolvidos no controle dela: impulsos nervosos junto ao marcapasso e influências hormonais. Uma ramificação do nervo vago, quando estimulada, diminui a frequência dos batimentos cardíacos. O nervo é de origem parassimpática e age pela liberação de *acetilcolina*. Um outro nervo, o nervo acelerador, é de origem simpática. Quando ele é estimulado, o coração acelera porque a *noradrenalina* é liberada das terminações nervosas junto ao marcapasso.

A noradrenalina é também conhecida como um hormônio. Quando é liberada da medula da adrenal para a corrente sanguínea, acelera o coração. Esse efeito no coração é uma das principais ações da adrenalina, conhecido como parte da síndrome da luta ou fuga. Não há liberação correspondente de substância desaceleradora, acetilcolina, exceto aquela que ocorre nas terminações do nervo vago. Se a acetilcolina fosse liberada em algum outro local do corpo, não afetaria o coração, pela simples razão de que o sangue contém uma enzima que rapidamente hidrolisa a acetilcolina.

Como já vimos, a quantidade de sangue bombeado pelo coração pode ser alterada, não somente pela modificação da frequência, mas também pela alteração do volume sanguíneo ejetado num único batimento, o *volume*

sistólico. Quando o coração se contrai, não ejeta todo o sangue contido nos ventrículos. Um volume substancial, mas variável, de sangue permanece nos ventrículos ao final da contração.

Dois fatores principais influenciam o volume sistólico: um deles é o hormônio adrenalina, que aumenta a força da contração muscular cardíaca, impulsionando, assim, uma grande quantidade de sangue para fora do coração numa única pulsação.

O outro é a quantidade de sangue nos ventrículos quando inicia a contração. Esta última ocorre não apenas porque o volume de sangue no coração é maior no início da contração, mas também por causa de uma característica inerente do músculo cardíaco – ele se contrairá com uma força maior se estiver mais distendido no momento em que a contração for iniciada. Isto resulta em um volume menor dos ventrículos no final da contração, aumentando ainda mais o volume sistólico.

Se, por alguma razão, o retorno do sangue venoso para o coração for aumentado, os ventrículos receberão mais sangue, o músculo ficará mais distendido e a contração seguinte permitirá a ejeção de um maior volume de sangue. Essa relação entre o retorno venoso e o débito cardíaco aumentados foi descoberta pelo famoso fisiologista inglês E.H. Starling e é conhecida como *lei de Starling do coração*. No exercício, o retorno venoso para o coração aumenta, em parte, devido ao maior efeito de bombeamento dos músculos em contração sobre as veias e, em parte, pelas contrações no sistema venoso da região abdominal, causando um aumento no débito cardíaco.

Em resumo, o batimento cardíaco origina-se no nó sinusal ou marcapasso. O débito cardíaco está sob a influência de três sistemas controladores principais: sistema nervoso, controle hormonal e a autorregulação, atribuída ao efeito do retorno venoso sobre o músculo cardíaco.

Os condutos: vasos sanguíneos

Os vasos sanguíneos não são apenas tubos de diferentes tamanhos. Eles têm paredes elásticas e uma camada de músculo liso no interior de suas paredes, que os capacita a alterar o diâmetro.

Existem diferenças características entre artérias, capilares e veias. As artérias têm paredes relativamente espessas que consistem de camadas pesadas e resistentes

Tabela 3.5 Geometria dos vasos sanguíneos no mesentério do cão (Burton, 1972).

Tipo de vaso	Diâmetro (mm)	Número	Área total de secção transversal (cm ²)	Comprimento aproximado (cm)	Volume total (cm ³) ^a
Aorta	10	1	0,8	40	190
Grandes artérias	3	40	3	20	
Ramificações arteriais	1	2.400	5	5	
Arteriolas	0,02	40.000.000	125	0,2	
Capilares	0,008	1.200.000.000	600	0,1	60
Vênulas	0,03	80.000.000	570	0,2	680
Veias	2	2.400	30	5	
Grandes veias	6	40	11	20	
Veia cava	12,5	1	1,2	40	

^aAs estimativas do volume total são baseadas numa análise mais detalhada que a indicada pelos números para o comprimento, fornecidos na coluna anterior.

de fibras elásticas e músculo liso. Como as artérias se ramificam, tornando-se menores e com paredes mais finas, a quantidade relativa de músculo gradualmente aumenta em proporção ao tecido elástico na parede. Os capilares, as menores unidades do sistema, consistem de uma única camada celular. Virtualmente, toda troca de substâncias entre o sangue e os tecidos se dá através das paredes dos capilares. As veias têm paredes mais finas que as artérias, mas tanto fibras elásticas como músculo liso são encontrados por todo o sistema venoso.

Algumas medidas feitas no sistema vascular de cães são fornecidas na tabela 3.5. À medida que um vaso maior se ramifica, o número de ramificações aumenta e o diâmetro diminui. Quando o número de ramificações aumenta, a área total da secção transversal combinada também aumenta e, no nível dos capilares, a área agregada da secção transversal de todos eles, apenas no mesentério é cerca de 800 vezes maior que a da aorta. A partir desse ponto, os vasos convergem para formar veias cada vez maiores e o número deles diminui, ocorrendo também diminuição da área total da secção transversal, até que na veia cava a secção transversal excede ligeiramente aquela da aorta. Um outro fato interessante fica evidente pela tabela: a quantidade de sangue no sistema venoso excede em muitas vezes aquela do sistema arterial.

Além do volume do sistema vascular, é de interesse a pressão e velocidade do fluxo nas diversas partes. Tal informação é dada na figura 3.11, que se refere a medidas no homem. A primeira coluna mostra que a maior parte do sangue, em um dado momento, está localizada no lado venoso.

A última coluna revela que a velocidade do sangue é maior na aorta. Como a área total da secção transversal aumenta, a velocidade diminui enormemente, até que nos capilares ela é entre um centésimo e um milésimo da velocidade na aorta. No lado venoso, a velocidade aumenta novamente, mas não atinge a alta velocidade do sistema arterial.

A coluna central na figura 3.11 indica a pressão ao longo de todo o sistema. A pressão deve, é claro, gradualmente diminuir de modo global, da aorta às grandes veias. A maior queda de pressão ocorre nas artérias menores, denominadas *arteriolas*, que têm uma alta proporção de músculo liso em suas paredes e, pela alteração de seu diâmetro, constituem o fator mais importante na alteração da resistência ao fluxo e, portanto, na regulação da distribuição do fluxo sanguíneo nos vários órgãos.

Na circulação pulmonar, a resistência total é menor que na sistêmica; a pressão sanguínea pode, portanto,

	Volume (ml)	Pressão (mmHg)	Velocidade (cm s ⁻¹)
Aorta	100	100	40
Artérias	300	100-40	40-10
Arteriolas	50	40-30	10-0,1
Capilares	250	30-12	Menos de 0,1
Vênulas	300	12-10	Menos de 0,3
Veias	2.200	10-5	0,3-5
Veia cava	300	2	5-20

Fig. 3.11 Distribuição do volume, pressão e velocidade do sangue nas diversas partes do sistema vascular do homem (1 mmHg = 0,13 kPa).

ser menor e as artérias têm paredes mais finas. A secção transversal da artéria pulmonar revela que a mesma não é circular, mas sim oval. Durante a contração do coração, à medida que o sangue é injetado na artéria pulmonar, o vaso achatado absorve um aumento considerável do volume, ao mesmo tempo em que a secção transversal se torna circular; somente então a parede fica distendida. Dessa forma, uma grande parte do sangue ejetado acomoda-se no volume aumentado da artéria, que assim serve como um dispositivo de amortecimento, fazendo com que o sangue não flua em jatos através dos capilares pulmonares a cada batimento cardíaco (Meibin e Noordergraaf, 1971).

A FÍSICA DO FLUXO EM TUBOS

Para compreender como o sangue se movimenta no sistema vascular é necessário entender a física básica do fluxo em tubos e também algumas das peculiaridades do sangue como um fluido.

O fluxo de um fluido (gás ou líquido) pode ser suave e regular de modo que num tubo reto cada partícula do fluido move-se em linha reta. Isto é chamado de *fluxo laminar*. Se num tubo curvo, a direção do fluxo em um dado ponto permanecer constante, o fluxo também será laminar. A trajetória seguida por uma partícula de fluido no fluxo laminar é conhecida como *linha de corrente*.

Contudo, se as partículas do fluido fluírem de modo irregular e turbilhonado, o fluxo é *turbulento*. Num dado tubo, o fluxo passa de laminar para turbulento se a velocidade aumentar acima de um ponto crítico. A discussão seguinte refere-se especialmente ao fluxo laminar; a dinâmica de fluidos do fluxo turbulento é mais complexa e tem pouca aplicação para o fluxo nos vasos sanguíneos.

Teorema de Bernoulli

O fluxo estável em um líquido ideal, ao longo de uma linha de corrente, é descrito pelo *teorema de Bernoulli*, médico suíço (1700-1782), que aos 25 anos tornou-se professor de matemática.*

Deve-se inicialmente observar que o fluxo num tubo é dito *constante* se a velocidade em qualquer ponto do tubo permanecer constante, mesmo se o tubo se tornar mais estreito ou mais largo e o fluido, portanto, se movimentar mais rápida ou lentamente à medida que flui ao longo do tubo.

O teorema de Bernoulli enuncia que a energia total do fluxo (E) é a soma (1) da energia potencial atribuída à pressão interna, (2) da energia potencial atribuída à gravidade e (3) da energia cinética do fluido em movimento.

* Este princípio tem uma aplicação limitada, pois se aplica a fluidos ideais e não leva a viscosidade em consideração.

$$E = (pv) + (mgh) + \left(\frac{1}{2}mu^2\right) \quad (1)$$

Do lado direito da equação, o primeiro termo refere-se à energia da pressão do fluido ou o produto da pressão (p) pelo volume (v). O segundo termo refere-se à energia potencial gravitacional ou o produto da massa (m) à constante gravitacional (g) e à altura (h). O terceiro termo refere-se à energia cinética atribuída à velocidade (u) do líquido. A soma dos três é a energia total do fluido. O conteúdo de energia por unidade de volume (E) pode ser obtido pela divisão de ambos os lados da equação pelo volume:

$$E' = p + \rho gh + \frac{1}{2} \rho u^2 \quad (2)$$

na qual ρ (rho) é a densidade do fluido.

Num tubo horizontal não há alteração na energia potencial gravitacional. (ρgh) de uma extremidade do tubo a outra e se o fluxo ocorrer num tubo sem atrito, o conteúdo de energia do fluido (E') também permanecerá constante. Isto resulta em:

$$p + \frac{1}{2} \rho u^2 = E' - \rho gh = k \quad (3)$$

Como a soma da pressão e da velocidade é constante, se a velocidade (u) for alterada devido a modificações no diâmetro, a pressão (p) deverá ser modificada na direção oposta.

Observe-se, então, o que acontece em um tubo de diâmetro uniforme no qual há atrito. Com diâmetro constante, a velocidade (u) permanece constante. Devido à resistência ao fluxo, a energia é utilizada para direcionar o fluido ao longo do tubo e a perda de energia é, portanto, expressa como uma diminuição da pressão (p), como indicado na figura 3.12. A perda de energia pelas forças de atrito é dissipada na forma de calor; este se apresenta como um aumento da temperatura do fluido, mas na corrente sanguínea isso não é significativo.

Se o diâmetro do tubo for alterado, deverá haver também uma modificação na velocidade (u). Novamente, num tubo horizontal, o termo relativo à força de gravidade da equação 2 pode ser desconsiderado. Admita-se, momentaneamente, que nenhuma energia esteja sendo dissipada pelas forças de atrito e o conteúdo de energia continue constante. Observa-se, então, que a velocidade e a pressão devem ser alteradas de modo inverso de acordo

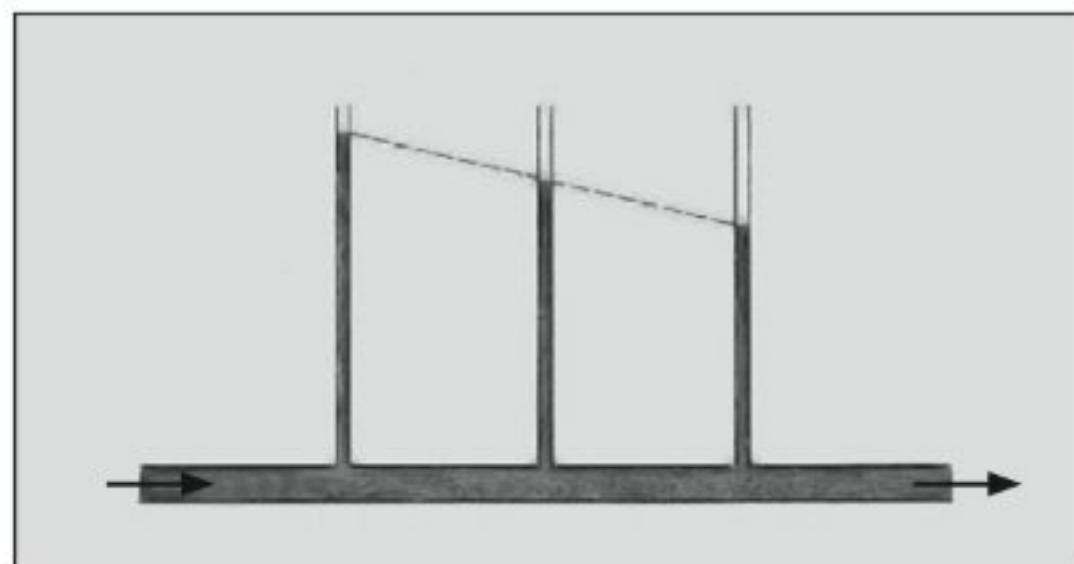


Fig. 3.12 Quando um fluido flui num tubo horizontal, a resistência devido ao atrito leva a uma queda da pressão ao longo do tubo.

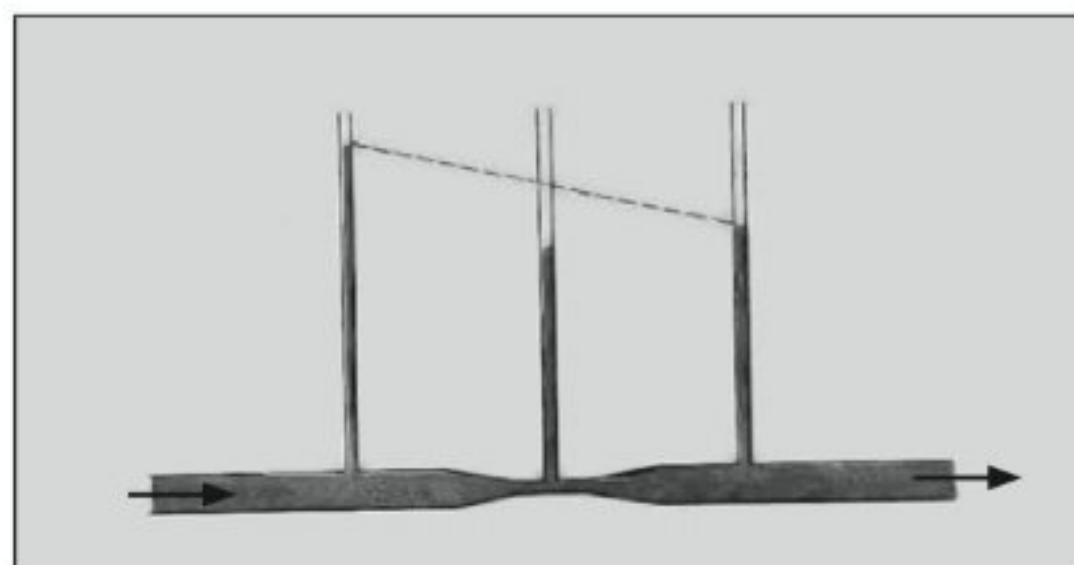


Fig. 3.13 Quando um fluido flui ao longo de uma porção estreita de um tubo, a velocidade dele é aumentada neste ponto. O aumento da velocidade é acompanhado por uma diminuição da pressão. Para melhor compreensão, ver o texto.

com a expressão 3, que estabelece que se a velocidade aumentar, a pressão no fluido deverá diminuir. Isso está ilustrado na figura 3.13 para um tubo com resistência devido ao atrito.

Afirma-se com frequência que um fluido sempre se move de uma região de maior para uma de menor pressão. A figura 3.13 demonstra que isso não ocorre necessariamente, pois a pressão é menor no tubo estreito que mais adiante, à jusante. A afirmação correta é que o fluido sempre se move de um ponto onde a energia total do fluido é maior para um ponto onde ela é menor.

Na discussão anterior sobre fluxo num tubo horizontal, o termo relativo à gravidade, na equação 2, foi desconsiderado. Se for tomado um tubo em U, como na figura 3.14, um fluido em repouso terá o mesmo conteúdo

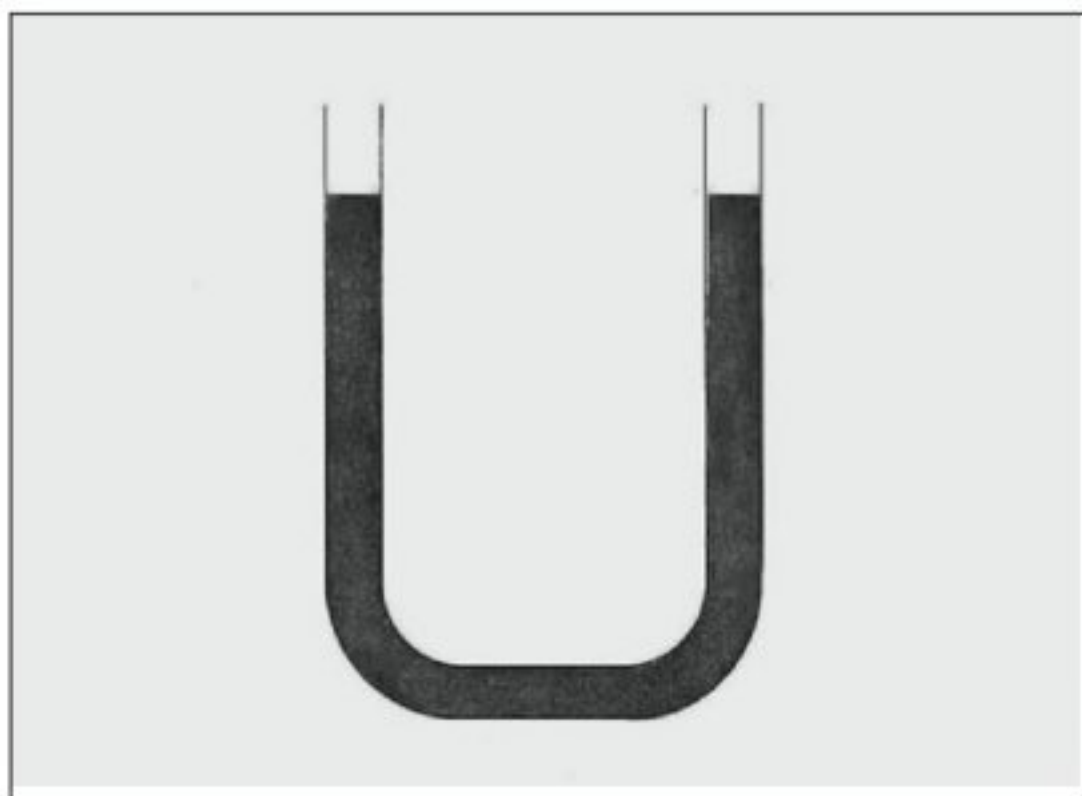


Fig. 3.14 Um fluido num tubo em U permanece em repouso. Na parte inferior do U, a pressão é maior que nos braços, devido ao efeito da gravidade sobre o fluido.

de energia por unidade de volume ao longo de toda a sua extensão. Apesar de a pressão na parte inferior do U ser maior que nos braços, o fluido permanecerá imóvel. A equação 2 mostra que, conforme a altura (h) diminui, a energia potencial gravitacional por unidade de volume ($\rho g h$) diminui a energia da pressão (p) deve aumentar de forma correspondente. Referimo-nos a esse aumento da energia da pressão como a *pressão hidrostática* de um fluido, uma expressão usada para descrever o aumento da pressão com a profundidade em relação à pressão na superfície. A pressão devida a diferenças na altura e no deslocamento do fluido é denominada *pressão hidráulica*.

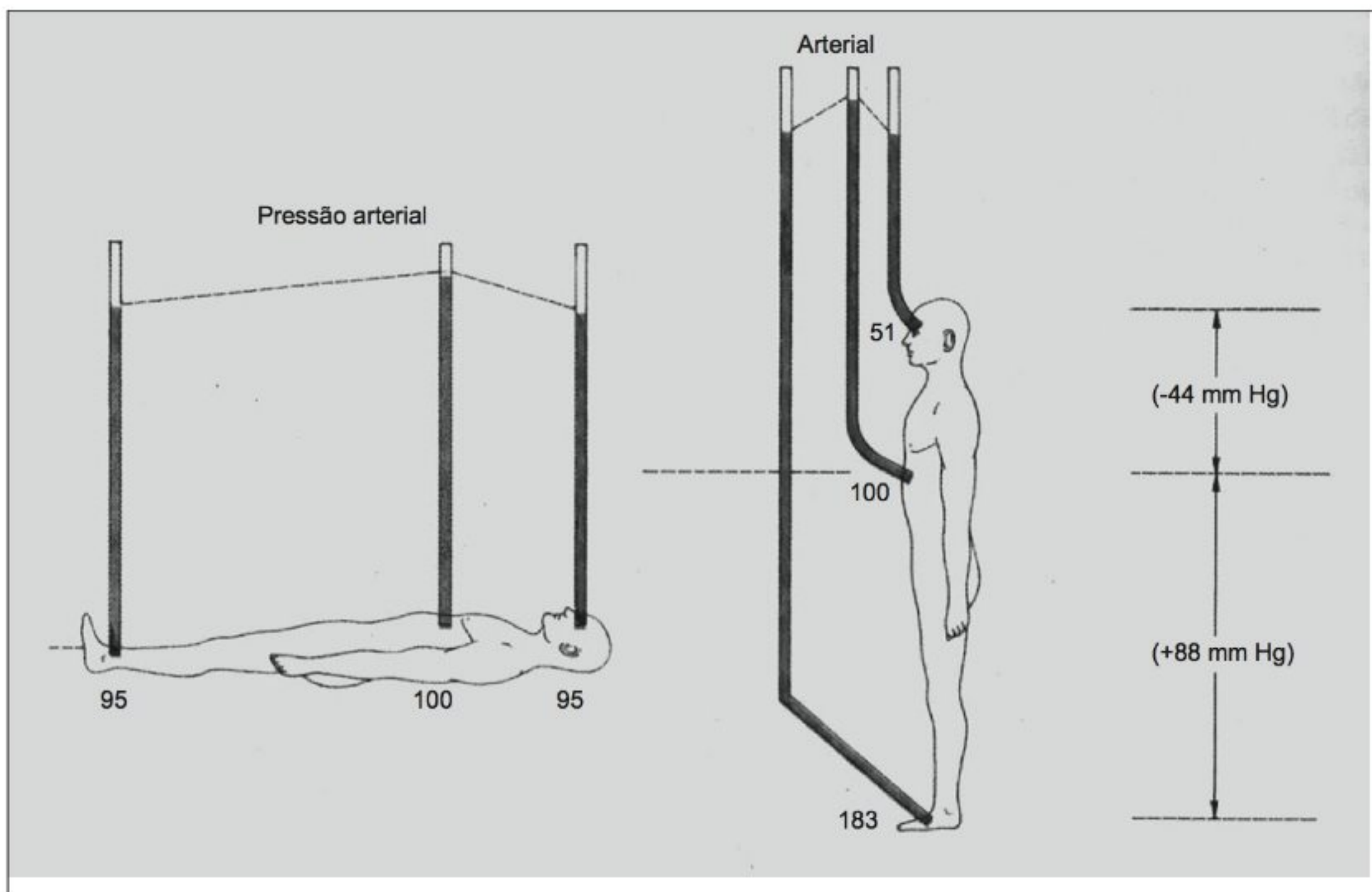


Fig. 3.15 As pressões arterial e venosa num homem quando ele assume diferentes posições. Os valores indicam as pressões em vários pontos em relação à pressão no átrio direito do coração (11 mmHg = 0,13 kPa). (Modificado de Burton, 1972.)

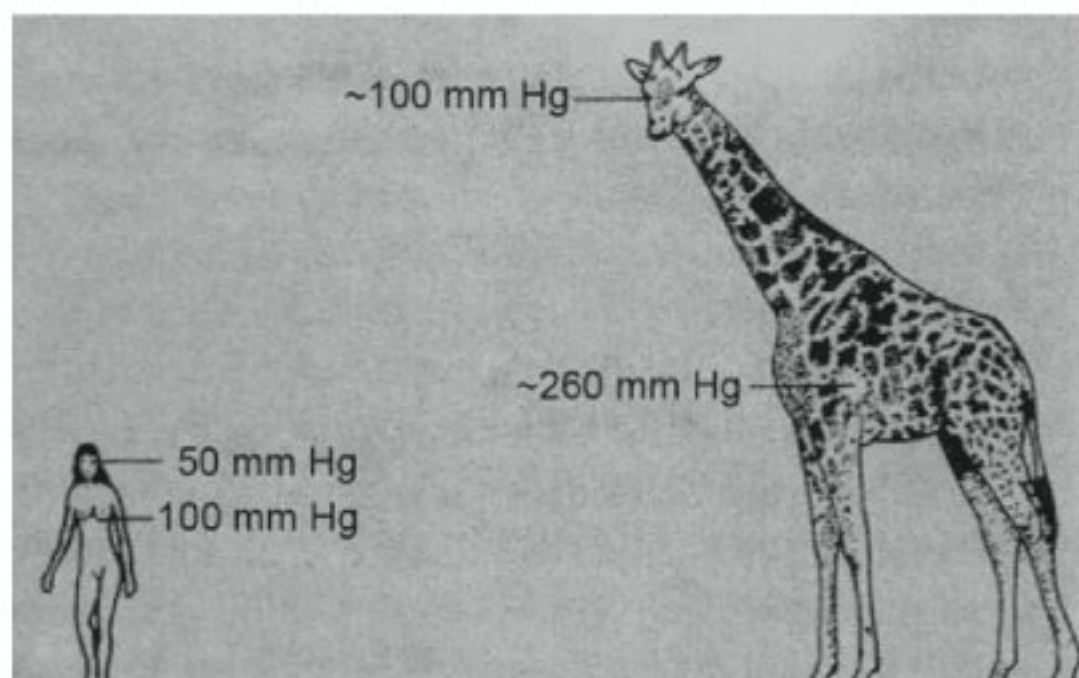


Fig. 3.16 Como a cabeça da girafa está a mais de 2 m acima do nível do coração, o cérebro pode ser suprido de sangue apenas se a pressão sanguínea no coração estiver em um nível muito alto, que seria extremamente perigoso ao homem.

Pressão sanguínea

Vejamos agora como esses princípios podem ser aplicados. Nos pés de uma pessoa, a pressão venosa é aumentada devido à altura da coluna de sangue (Fig. 3.15). A pressão arterial nos pés realmente excede a pressão arterial no coração, de novo, devido ao peso da coluna de sangue. A pressão alta no sistema venoso das pernas distende as veias e as contrações dos músculos dessa região e válvulas presentes nas veias são os principais auxiliares no retorno do sangue venoso para o coração.

Uma outra consequência do termo gravitacional é que uma certa pressão arterial é necessária para levar o sangue para a cabeça. Por causa do efeito da gravidade, a pressão do sangue arterial na cabeça de um homem é reduzida para aproximadamente 50 mmHg (7 kPa). Para uma girafa, que tem a cabeça cerca de 2 m acima do nível do coração, o suprimento sanguíneo adequado ao cérebro requer uma pressão sanguínea muito maior que no homem (Fig. 3.16).

Medições das pressões sanguíneas na girafa têm demonstrado uma pressão sanguínea sistólica maior que 260 mmHg (35 kPa) (Van Citters e col., 1968). Este valor

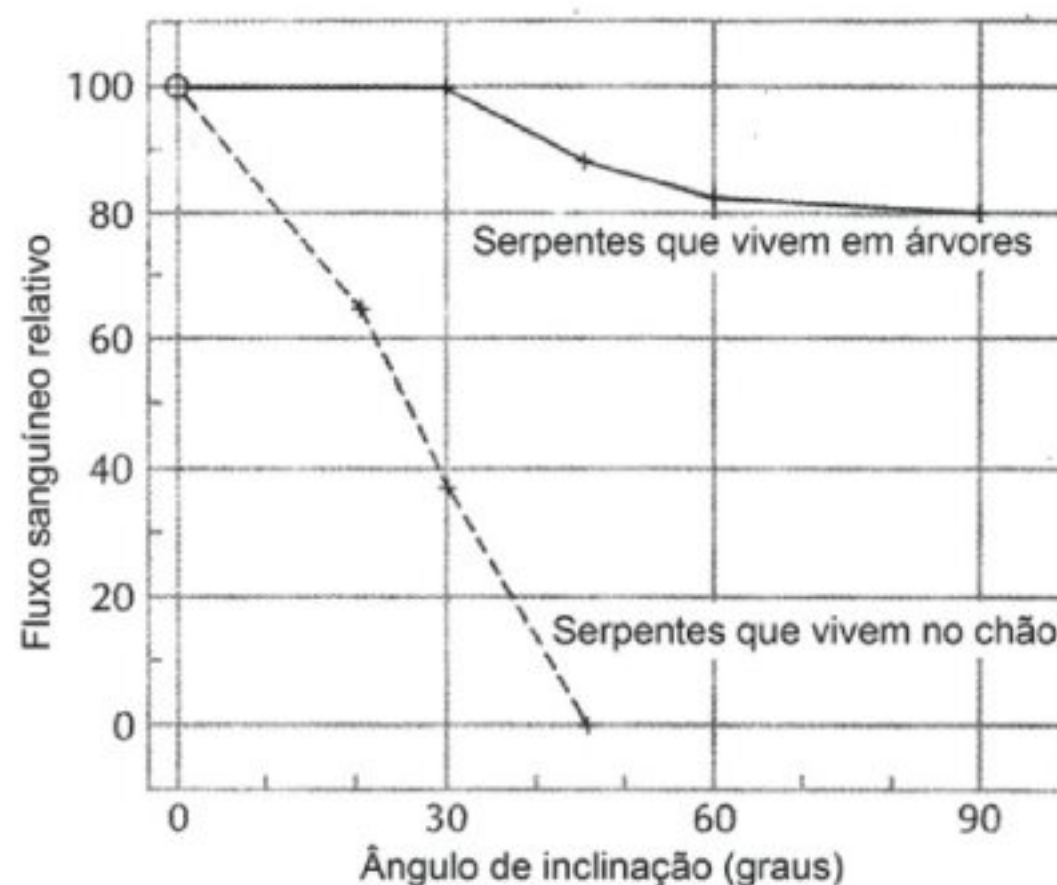


Fig. 3.17 O sangue flui para a cabeça de serpentes inclinadas com a cabeça para cima em ângulos crescentes, como é indicado pela abscissa. O fluxo sanguíneo foi medido no final de um período de inclinação de três minutos e é expresso em relação ao medido na posição horizontal (100%). As serpentes que vivem no chão representam a média encontrada para oito víboras de quatro espécies diferentes e para as que vivem nas árvores, de duas espécies diferentes (Lillywhite 1993).

é duas vezes maior que a pressão sanguínea sistólica no homem, que é aproximadamente 100 mmHg (13 kPa). A sugestão de que o fluxo sanguíneo para o cérebro é auxiliado por uma ação do tipo sifão pode ser eliminada, porque as grandes veias do pescoço são passíveis de colapso (Seymour e col., 1993).

Para resistir às pressões altas, o sistema arterial da girafa é provido de paredes excepcionalmente espessas e o sistema venoso é equipado com válvulas em toda a sua extensão, que facilitam o retorno sanguíneo dos membros. Quando uma girafa de 4 m de altura abaixa a cabeça para beber, as válvulas nas veias do pescoço ajudam a impedir o refluxo de sangue para a cabeça e, possivelmente, reduzem o aumento da pressão hidrostática no cérebro que de outro modo ocorreria quando a girafa balançasse a cabeça para baixo (Hargens e col., 1987).

Em serpentes, a situação é exatamente oposta ao que ocorre com as girafas. Uma serpente que se arrasta pelo chão tem a cabeça mais ou menos no mesmo nível que o coração, e nenhuma pressão adicional é necessária para enviar uma quantidade suficiente de sangue à cabeça. A maioria das serpentes possui uma pressão sanguínea

consideravelmente menor do que a dos mamíferos em geral e quando uma serpente é inclinada com a cabeça para cima, o sangue tende a se acumular na parte inferior do corpo e portanto o retorno venoso ao coração sofre uma queda. O fluxo sanguíneo para a cabeça é reduzido e se a serpente for inclinada em um ângulo maior que 45 graus, o fluxo de sangue para a cabeça cairá para zero (Fig. 3.17).

As serpentes que sobem em árvores, que em sua vida normal e rotineira assumem uma posição vertical, são mais tolerantes a inclinações. Elas tendem a ter pressões sanguíneas mais altas e mantêm um bom fluxo de sangue para a cabeça, mesmo quando estão inclinados verticalmente (Lillywhite, 1993).

Espessura das paredes e diâmetro do tubo

Num cilindro oco, a tensão na parede (T) é igual ao produto da pressão através da parede (p) e do raio (r):

$$T = p \cdot r$$

Esta relação foi derivada por Bernoulli, mas é normalmente conhecida como *lei de Laplace*, a qual estabelece que, a uma dada pressão, a tensão na parede aumenta diretamente proporcional ao raio. Para que a parede resista à tensão, a espessura deve, portanto, sofrer um aumento correspondente. Essa é a razão pela qual uma grande artéria deve ter uma parede mais espessa que uma pequena artéria.

Uma veia, que apresenta uma pressão sanguínea muito mais baixa, tem uma parede mais fina. Da mesma forma, uma pequena veia pode resistir à pressão venosa com uma parede mais fina que uma grande veia. Um capilar, é claro, tem uma pressão sanguínea mais alta que as veias, mas, no entanto, por seu raio ser muito pequeno, uma parede constituída de uma única camada de células tem força suficiente para resistir à pressão. Assim, o tamanho reduzido de um capilar é um pré-requisito para uma parede capilar fina o suficiente para permitir rápida troca de material entre o sangue e os tecidos.

Viscosidade

A resistência ao fluxo num tubo resulta do atrito interno no fluido, a *viscosidade* do fluido. Todos possuem alguma experiência com a viscosidade – água e xarope não escorrem de um frasco com a mesma rapidez. Dizemos que a água tem uma viscosidade baixa e o xarope uma viscosidade alta.

O fluxo ao longo de um tubo (\dot{Q}) é proporcional à queda da pressão ao longo do mesmo e inversamente proporcional à resistência:

$$\dot{Q} = \frac{\Delta p}{R}$$

A resistência (R) é uma função das dimensões do tubo e da natureza do fluido (viscosidade). Esta relação foi esclarecida pelo médico francês Poiseuille (1799-1869), que se interessou pelo fluxo sanguíneo nos capilares. Poiseuille trabalhou com tubos de diferentes diâmetros e descobriu que o fluxo ao longo de um tubo é proporcional à pressão e à quarta potência do raio do tubo, mas inversamente proporcional ao comprimento do tubo e à viscosidade do fluido. A relação é formalmente expressa pela *equação de Poiseuille*, que pode ser escrita da seguinte forma:

$$\dot{Q} = \Delta p \frac{r^4}{8l\eta}$$

na qual (\dot{Q}) = taxa de fluxo sanguíneo, Δp = queda de pressão, r = raio, l = comprimento do tubo, e η (eta) = viscosidade.*

O aspecto mais importante dessa equação é o surpreendente efeito que o raio do tubo tem sobre o fluxo. Contudo, para os nossos propósitos, a preocupação será mais com a viscosidade. A equação demonstra que enquanto a viscosidade aumenta, o fluxo do fluido diminui proporcionalmente.

Para diversos fins é conveniente expressar a viscosidade do fluido em relação à da água, atribuindo a unidade para a viscosidade da água. O plasma sanguíneo é mais viscoso que a água e tem uma *viscosidade relativa* de cerca de 1,8, principalmente como consequência dos 7% de proteína dissolvida. Admita que sejam medidos o fluxo de água e de plasma ao longo de um dado tubo: se for definido o valor de 1,0 para o fluxo de água, o fluxo plasmático será 1/1,8 ou 0,55.

Com a redução do raio do tubo pela metade, mantendo-se constantes a pressão e o comprimento do tubo de acordo com a equação de Poiseuille, o fluxo de água será reduzido para $(1/2)^4$ ou 1/16. O mesmo acontecerá com o fluxo de plasma e a razão dos fluxos será ainda 1/1,8; ou

*A viscosidade de um fluido varia com a temperatura. Uma redução na temperatura de 37 para 0°C faz com que a viscosidade da água aumente aproximadamente 2,6 vezes.

seja, a viscosidade do plasma relativa à da água (a viscosidade relativa) é independente do tamanho do tubo.

Se ao invés de plasma for usado sangue total, observaremos que a viscosidade deste é maior que a viscosidade do plasma e aumenta com a concentração de glóbulos vermelhos. Contudo, o sangue não se comporta como esperado. Sua viscosidade relativa varia com o raio do tubo ao longo do qual ele flui. Com a diminuição do raio, a viscosidade relativa do sangue diminui (ou seja, ele se torna mais similar à água e flui mais facilmente).

Esse fluido anômalo é chamado de *líquido não newtoniano*; seu comportamento dificulta a descrição do fluxo sanguíneo no corpo, particularmente pelo fato de que os vasos sanguíneos são elásticos e de maneira alguma mantêm um raio constante. Contudo, o resultado final é importante: o fluxo sanguíneo pela rede capilar é mais fácil e a viscosidade aparente do sangue é menor que a esperada, meramente pelas dimensões dos vasos sanguíneos.

Podemos agora retornar à seguinte questão: qual é o efeito sobre a viscosidade sanguínea quando a hemoglobina se encontra contida em glóbulos vermelhos? Por causa de seu comportamento não-newtoniano, o sangue total flui mais facilmente nas arteríolas e capilares que soluções correspondentes de hemoglobina (que são os principais elementos de resistência do sistema circulatório) (Snyder, 1973).

Um outro aspecto peculiar do fluxo sanguíneo através dos capilares é que o diâmetro destes é com frequência consideravelmente menor que o tamanho de um glóbulo vermelho. Inesperadamente, isso não parece impedir o fluxo nos capilares: o glóbulo vermelho é facilmente deformado e passa facilmente através dos capilares. (Skalak e Branemark, 1969). Tal condição faz surgir um tipo de fluxo muito diferente (*fluxo de massa*) no qual o glóbulo vermelho age como um tampão que causa uma rápida renovação de fluido na camada estacionária ao longo da parede capilar. Acredita-se que este processo facilite a renovação de substâncias difusíveis nessa camada. No entanto, a difusão nesta camada estacionária estreita é tão rápida que este efeito é provavelmente insignificante (Vogel, 1994).

Custos energéticos do bombeamento do sangue

O coração gasta energia ao bombear o líquido por todo o corpo e quase toda esta energia é despendida para

superar a viscosidade do sangue. A viscosidade dissipa energia porque é necessário trabalho para cisalhar, ou deformar, o fluido – mexer mel com uma colher exige mais energia do que mexer água. Em um vaso sanguíneo, ou em qualquer outro tubo, o fluido é deformado enquanto flui, empurrando as paredes do vaso. A força exercida por um fluido na parede de um vaso é chamada de força de cisalhamento.

Parece razoável que os sistemas circulatórios tenham evoluído de uma forma que o custo energético da circulação sanguínea seja minimizado. Uma forma de reduzir a energia dissipada pela viscosidade no sistema circulatório foi descrita por C. D. Murray e a relação resultante leva o seu nome – Lei de Murray. Este pesquisador determinou que a energia dissipada em qualquer sistema circulatório é minimizada quando a força de cisalhamento nas paredes dos vasos é uniforme em todos os pontos do sistema circulatório. Para um sistema com ramificações, esta exigência faz previsões muito específicas sobre o diâmetro dos vasos em ambos os lados de uma ramificação. Parece que a maioria dos sistemas circulatórios se encaixa nesta previsão – incluindo o sistema circulatório humano ou os canais das esponjas que movimentam água do mar (LaBarbera, 1990).

É interessante notar que parece existir um dispositivo, nos sistemas circulatórios de mamíferos, que controla o diâmetro dos vasos, de forma que a força de cisalhamento imposta às paredes dos vasos seja constante. As células endoteliais que revestem as paredes dos vasos são sensíveis à força de cisalhamento e quando esta excede um determinado valor crítico, as células começam a proliferar (Davies, 1989). Acredita-se que esta proliferação celular aumenta o diâmetro dos vasos, diminuindo assim a força de cisalhamento (LaBarbera, 1990).

O sistema capilar

O número total de capilares no corpo é enorme. Só no mesentério de um cão, o número de capilares excede um bilhão (Tab. 3.5). A musculatura é particularmente apropriada para uma contagem exata do número de capilares, pois nela os capilares correm entre e em paralelo às fibras musculares. Portanto, é relativamente fácil contar o número de capilares por unidade de área numa secção transversal de músculo. O número é muito grande, mas normalmente nem todos os capilares estão abertos e preenchidos com sangue.

No músculo em repouso de uma cobaia, uma secção transversal de 1 mm² contém aproximadamente 100 capilares abertos pelos quais o sangue flui. Contudo, se o músculo estiver em atividade, as arteríolas oclusas se abrem, mais capilares conduzirão sangue e, durante exercício máximo, uma secção transversal de 1 mm² poderá ter mais de 3.000 capilares abertos. Num lápis comum, a secção transversal do grafite é aproximadamente 3 mm². Imagine aproximadamente 10.000 pequenos tubos correndo em paralelo pelo grafite do lápis!

Um mamífero de tamanho pequeno tem uma densidade capilar maior que um mamífero grande. Isso é consistente com a taxa metabólica e a demanda de oxigênio maiores no animal pequeno, como discutido no capítulo 2.

Dois processos principais explicam a troca de substância entre o fluido no interior do capilar e os espaços intersticiais dos tecidos. A parede capilar é extremamente fina, aproximadamente 1 µm de espessura, e consiste de uma única camada de células. A água e substâncias dissolvidas de baixo peso molecular (gases, sais, açúcares, aminoácidos, etc.) podem *difundir-se* com relativa facilidade através da parede capilar, mas, além disso, a pressão dentro do capilar força uma quantidade de fluido para fora, através da parede, por *filtração de massa*. As moléculas maiores, como a maioria das proteínas (peso molecular de aproximadamente 70.000 ou maior), contudo, não atravessam a parede capilar. As proteínas ficam retidas no interior do capilar e um filtrado relativamente livre de proteína é forçado para fora através da parede. As concentrações dos solutos de tamanho pequeno nesse filtrado são semelhantes àsquelas existentes no plasma sanguíneo, mas não são completamente idênticas porque as proteínas exercem alguma influência na distribuição de íons (efeito Gibbs-Donnan).

Se considerarmos a parede capilar como uma membrana semipermeável, verificaremos que, como os solutos não-protéicos penetram livremente, eles não produzem qualquer efeito osmótico. Contudo, as proteínas são retidas no capilar e produzem um certo efeito osmótico, chamado de *pressão coloidosmótica*. No plasma de mamíferos, esta pressão é de aproximadamente 25 mmHg (3,25 kPa) e tende a arrastar a água do líquido tecidual circunjacente de volta para dentro do capilar.

Quando a pressão hidráulica (pressão sanguínea) dentro do capilar excede a pressão coloidosmótica, o

fluido é forçado para fora, através da parede capilar; quando a pressão hidráulica no interior do capilar cai abaixo da pressão coloidosmótica, o fluido é puxado para dentro (Fig. 3.18). A pressão sanguínea dentro do capilar é variável, mas no lado arterial ela é frequentemente mais alta e no lado venoso é menor que a pressão coloidosmótica. Como consequência, o fluido é filtrado no lado arterial e entra novamente no lado venoso do capilar (Fig. 3.18). Essa teoria para a filtração de massa e reaparecimento de fluido através da parede capilar foi originalmente proposta por Starling (1896).

A quantidade de fluido filtrado através da parede capilar e a quantidade recuperada devido à pressão coloidosmótica oscilam bastante. Normalmente, o fluxo para fora excede o fluxo para dentro e o líquido em excesso permanece nos espaços intersticiais entre as células do tecido. Esse líquido, a *linfa*, é drenado lentamente para dentro de pequenos vasos ou capilares linfáticos. É atualmente aceito que esse fluxo não seja uma drenagem completamente passiva. Os pequenos vasos linfáticos sofrem contrações rítmicas contínuas e essa ação de bombeamento faz com que neles se desenvolva uma ligeira pressão negativa. Assim, enquanto a quantidade de fluido filtrado através da parede capilar continuar pequena, o sistema linfático será capaz de remover todo o excesso de fluido (Guyton, 1976).

Os vasos linfáticos menores gradualmente unem-se com outros vasos linfáticos e por fim juntam-se a ductos linfáticos maiores. Estes, por sua vez, esvaziam a linfa dentro de veias maiores, fazendo com que o fluido retorne para o sistema sanguíneo. O sistema linfático pode ser considerado parte do sistema vascular, mas não há circulação direta da linfa como tal; este é mais um sistema de drenagem que faz com que o excesso de fluido perdido do sistema capilar retorne para o sangue.

Se as proteínas plasmáticas, não existissem, uma pressão hidráulica no capilar que excedesse aquela presente nos espaços do tecido circundante faria com que o fluido fosse filtrado e nenhuma força ocorreria para fazer com que ele retornasse ao interior do capilar. As proteínas plasmáticas são, portanto, essenciais para reter o fluido sanguíneo dentro do sistema vascular.

A pressão coloidosmótica plasmática é mais alta nos mamíferos que em outros vertebrados (Tab. 3.6). Surpreendentemente, as aves têm a pressão coloidal mais baixa, apesar da pressão sanguínea arterial delas

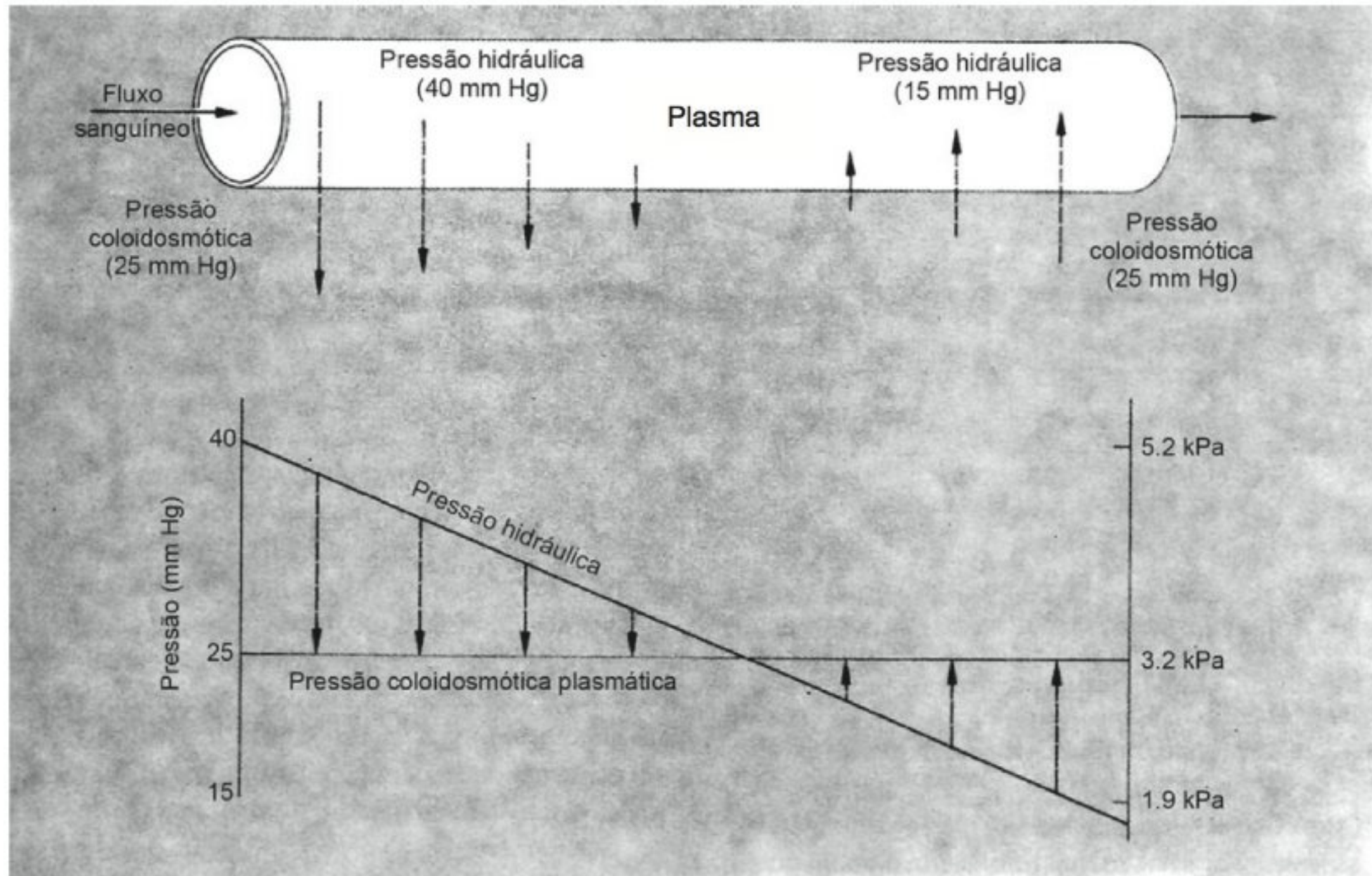


Fig. 3.18 A parede capilar é semipermeável e a pressão sanguínea força o fluido para fora por ultrafiltração (parte superior). As proteínas plasmáticas permanecem dentro do capilar e se opõem ao processo de ultrafiltração. A pressão sanguínea diminui ao longo do comprimento do capilar e quando a pressão sanguínea cai abaixo da pressão coloidosmótica exercida pelas proteínas, ocorre um fluxo osmótico de fluido de volta para o capilar (parte inferior). A parede é permeável a sais e outros solutos de pequeno tamanho molecular e os movimentos do fluido, portanto, ocorrem como se eles não estivessem presentes.

normalmente exceder em muito os valores comumente encontrados em mamíferos. Algumas aves têm pressões sanguíneas acima de 200 ou mesmo 250 mmHg (27 a 33 kPa), em comparação com aproximadamente 100 mmHg (13 kPa), comumente encontradas nos mamíferos. Tais diferenças não são bem entendidas. Parece que as aves devem ter uma resistência maior ao fluxo sanguíneo no nível das arteríolas, pois a pressão capilar não é muito elevada, ou que as paredes de seus capilares apresentam propriedades que se diferenciam daquelas dos capilares dos mamíferos. Uma resistência maior nas arteríolas parece sem sentido; por que então as aves deveriam ter uma pressão arterial alta?

Outros vertebrados – répteis, anfíbios e peixes também têm pressões coloidosmóticas relativamente baixas. Isso é compatível com o fato de que esses grupos, em

geral, possuem pressões sanguíneas arteriais menores que as dos mamíferos.

Circulação durante exercício

A atividade muscular aumenta a demanda de oxigênio e, conseqüentemente, a quantidade de oxigênio que o coração deve transportar para os tecidos. Duas alternativas são viáveis para satisfazer a demanda aumentada: elevar o volume sanguíneo bombeado pelo coração (o débito cardíaco) ou aumentar a quantidade de oxigênio liberado por cada unidade de volume de sangue. O sangue arterial já é completamente saturado e não pode captar mais oxigênio, mas o sangue venoso normalmente contém mais que a metade do conteúdo de oxigênio do sangue arterial. Aumentar a extração de oxigênio do

Tabela 3.6 Pressão coloidosmótica do plasma sanguíneo de vertebrados (1 mmHg = 0,13 kPa) (Dados de Altman e Dittmer, 1971).

Animal	Pressão (mmHg)	(kPa)
Vaca	21	2,8
Ovelha	22	2,9
Cão	20	2,7
Gato	24	3,2
Galinha	11	1,5
Pombo	8,1	1,1
Aligátor	9,9	1,3
Tartaruga	6,4	0,9
Rã	5,1	0,7
Sapo	9,8	1,3
Bacalhau	8,3	1,1
Linguado	8,5	1,1

sangue é uma maneira óbvia de se obter mais oxigênio de cada volume de sangue.

Primeiro será examinada a extração de oxigênio. A massa muscular total do músculo de um homem magro, que constitui cerca da metade de seu peso, utiliza aproximadamente 50 ml de O_2 por minuto. Este oxigênio é fornecido por um fluxo sanguíneo de aproximadamente 1 litro (ou seja, o conteúdo de oxigênio do sangue arterial, 200 ml de O_2 por litro de sangue, é reduzido para 150 ml de O_2 por litro no sangue venoso). Como um quarto do oxigênio no sangue arterial é removido, diz-se que a extração de oxigênio é de 25%. Num homem normal, durante exercício intenso, o fluxo sanguíneo para os músculos pode ser de 20 litros por minuto (ainda maior em atletas bem treinados) e a extração de oxigênio nos músculos aumenta para 80 ou 90%; em outras palavras, o sangue venoso proveniente de músculos em atividade intensa contém muito pouco oxigênio (Folkow e Neil, 1971). Contudo, isto não é suficiente para suprir a demanda elevada de oxigênio.

A segunda alternativa disponível para aumentar a liberação de oxigênio é a elevação do débito cardíaco. Isso pode ser conseguido com o aumento da frequência cardíaca e do volume sistólico. Devido ao interesse no homem, tanto por razões médicas como com relação ao desempenho atlético, tem-se muito mais informações sobre o homem que sobre os outros animais.

O coração humano em repouso bate a uma frequência de cerca de 70 vezes por minuto, com um volume sistólico em torno de 70 ml (de cada lado), fornecendo um débito cardíaco total de cerca de 5 litros por minuto. Durante exercício intenso, o débito cardíaco pode rapidamente aumentar 5 vezes ou mais (se a extração de oxigênio for triplicada, isso corresponderá a um aumento de 15 vezes na liberação de oxigênio). A maior parte do aumento no débito cardíaco é atribuída ao aumento na taxa de pulsação, que pode se elevar para 200 batimentos por minuto, mas há também um aumento no volume sistólico, que pode exceder 100 ml.

A distribuição do débito cardíaco aumentado para os músculos e para o restante do corpo, no repouso e no exercício, é exibida na figura 3.19. O fluxo sanguíneo para os músculos de um atleta bem condicionado pode aumentar mais de 25 ou 30 vezes, enquanto ocorre uma leve diminuição da circulação para o restante do corpo. No atleta, o consumo de oxigênio dos músculos pode ser aumentado mais de 100 vezes; isso apenas é possível por causa de um aumento de aproximadamente 3 vezes na extração de oxigênio.

Seria interessante comparar o atleta e um peixe de natação rápida. Portanto, retornemos à truta que foi comparada com um pombo na tabela 3.3 (p. 103).

Trutas de aproximadamente 1 kg foram treinadas a nadar contra a corrente e estudadas a várias velocidades até a velocidade máxima que foram capazes de suportar. Como era esperado, a taxa de consumo de oxigênio elevou-se com a velocidade de natação, alcançando um nível suportável aproximadamente 8 vezes maior que a taxa de consumo de oxigênio durante o repouso – um desempenho muito bom para um peixe.

Como o sistema de transporte de oxigênio da truta ajusta-se à necessidade de suprir 8 vezes mais oxigênio que durante o repouso? A frequência cardíaca foi aumentada em apenas aproximadamente 35%, mas o volume sistólico foi mais que duplicado, resultando em um aumento de 3 vezes no débito cardíaco. Isso por si só de modo algum é suficiente para manter um aumento de 8 vezes na taxa de consumo de oxigênio. Consequentemente, cada volume de sangue deve liberar mais oxigênio (Fig. 3.20). Observa-se que a quantidade de oxigênio transportada no sangue arterial é quase invariável durante o exercício, mas o sangue venoso libera quantidades crescentes de oxigênio. No repouso, a extração de

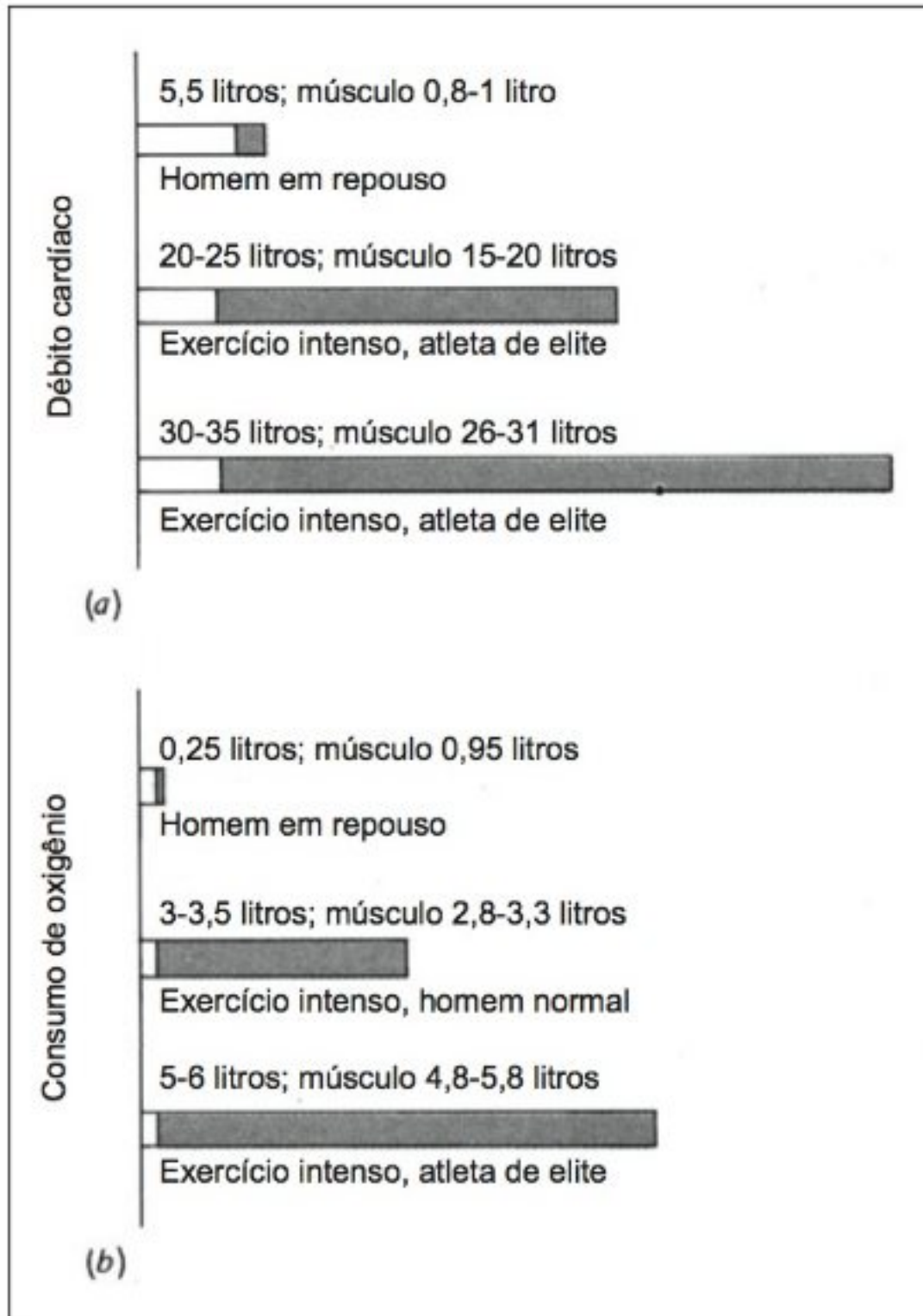


Fig. 3.19 Distribuição do fluxo sanguíneo total (volume cardíaco minuto) (a) e do consumo de oxigênio (b) entre os músculos (barras sombreadas) e todas as outras partes do corpo (barras não sombreadas). Dados para o homem em repouso, homem normal em exercício intenso e atleta de elite em exercício intenso. Todos os valores estão expressos em litros por minuto (Folkow e Neil, 1971).

oxigênio é de 32%, mas no exercício máximo ela é aumentada para 85%. Assim, a maior demanda de oxigênio durante o exercício é sustentada por uma combinação de três fatores: uma moderada elevação na frequência cardíaca (36%), um aumento de mais de 2 vezes no volume sistólico e um acréscimo de quase 3 vezes na extração de oxigênio do sangue. Em outras palavras, as adaptações ao desempenho atlético no peixe e no homem são semelhantes; a diferença é que o peixe regula o débito cardíaco, essencialmente por meio de um acréscimo no volume sistólico, e o homem depende mais

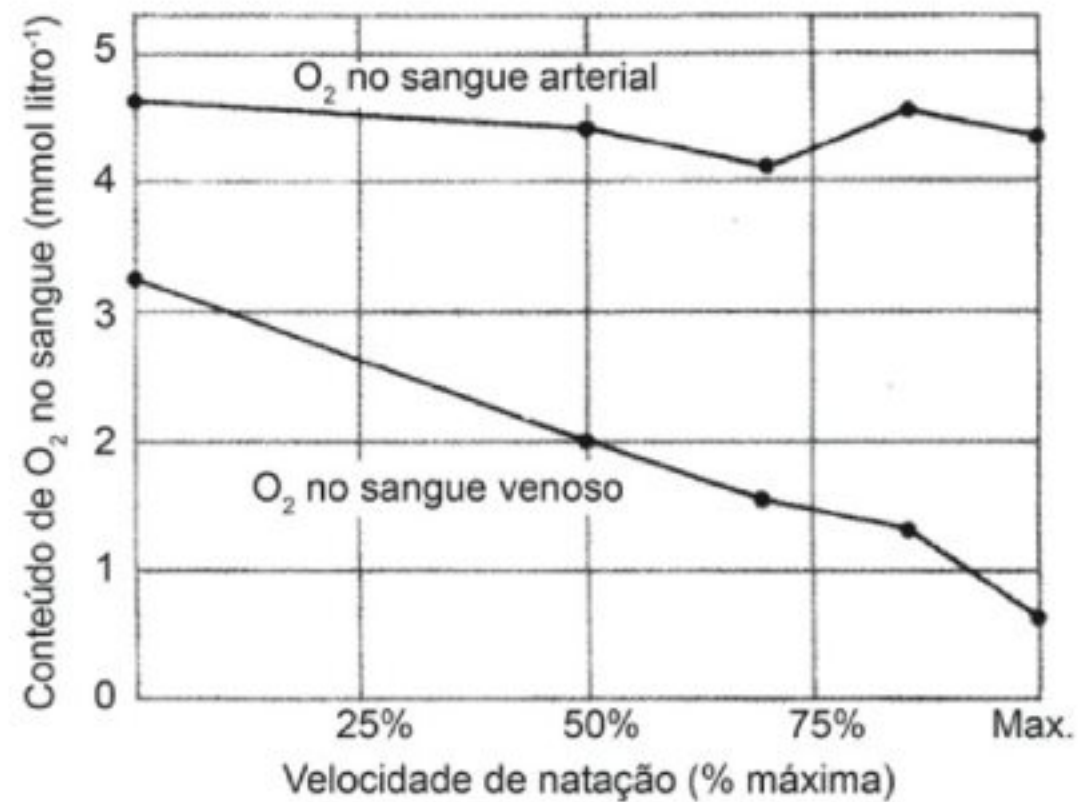


Fig. 3.20 Numa truta a extração de oxigênio do sangue aumenta com a velocidade de natação. A mais alta velocidade suportável, cada volume de sangue libera aproximadamente três vezes mais oxigênio que durante o repouso (1 mmol de O₂ por litro = 22,4 ml O₂ por litro de sangue). (Dados de Kiceniuk e Jones, 1977.)

da frequência cardíaca, ao passo que ambos aumentam muito a extração de oxigênio do sangue. A extração de oxigênio aumentada, naturalmente, reduz em ambos, a carga sobre o trabalho cardíaco.

CIRCULAÇÃO DOS INVERTEBRADOS

Muitos invertebrados têm sistemas circulatórios bem desenvolvidos; alguns exemplos são os anelídeos, equinodermos, artrópodos e moluscos. A maioria deles

tem sistemas abertos. Os cefalópodos (polvo e lula) têm circulações fechadas, apesar de as outras classes de moluscos terem sistemas abertos. É bom observar que os insetos, que são animais altamente organizados e complexos e que conseguem manter atividades metabólicas excepcionalmente altas, possuem sistemas circulatórios abertos.

Anelídeos

Os anelídeos têm sistemas circulatórios fechados e o sangue frequentemente contém pigmentos respiratórios dissolvidos no plasma. A hemoglobina é o pigmento mais comum, mas alguns desses animais têm clorocruorina ou herneritrina.

Para a minhoca, *Lumbricus*, a superfície corpórea geral serve como órgão respiratório e é suprida por uma densa rede capilar (Fig. 3.21). O sistema circulatório tem dois vasos longitudinais: um vaso dorsal no qual o sangue é bombeado em direção anterior e um vaso ventral, no qual o fluxo é em direção oposta. O cordão nervoso de muitos anelídeos, incluindo a minhoca, é suprido por vasos longitudinais adicionais e um pouco do sangue oxigenado do tegumento é enviado diretamente para esse importante órgão. O sistema fechado de vasos sanguíneos tem uma nítida vantagem no controle preciso do fluxo sanguíneo.

Um anelídeo não tem um único coração distinto, mas sim vários vasos sanguíneos com dilatações contráteis. O vaso sanguíneo dorsal é o mais importante, no qual ondas peristálticas impulsionam o sangue na direção anterior. Além disso, os vasos sanguíneos, que de cada lado fazem a conexão do vaso dorsal principal com o vaso longitudinal ventral principal, são contráteis e servem como corações acessórios.

Na minhoca gigante (*Glossoscolex giganteus*), o vaso sanguíneo dorsal contrai-se aproximadamente 6 a 8 vezes por minuto, elevando a pressão sistólica para quase 20 mmHg (2,7 kPa). Essa contração é responsável pelo enchimento de 5 pares de corações laterais segmentares na parte dianteira do animal. Esses, por sua vez, contraem-se e fazem a pressão no vaso ventral subir até 75 mmHg (10 kPa) (Johansen e Martin, 1965).

A minhoca gigante é encontrada nas regiões tropicais e subtropicais do Brasil. É o maior animal terrestre conhecido sem órgãos respiratórios especializados. Pode ter mais de 120 cm de comprimento, um diâmetro de 2

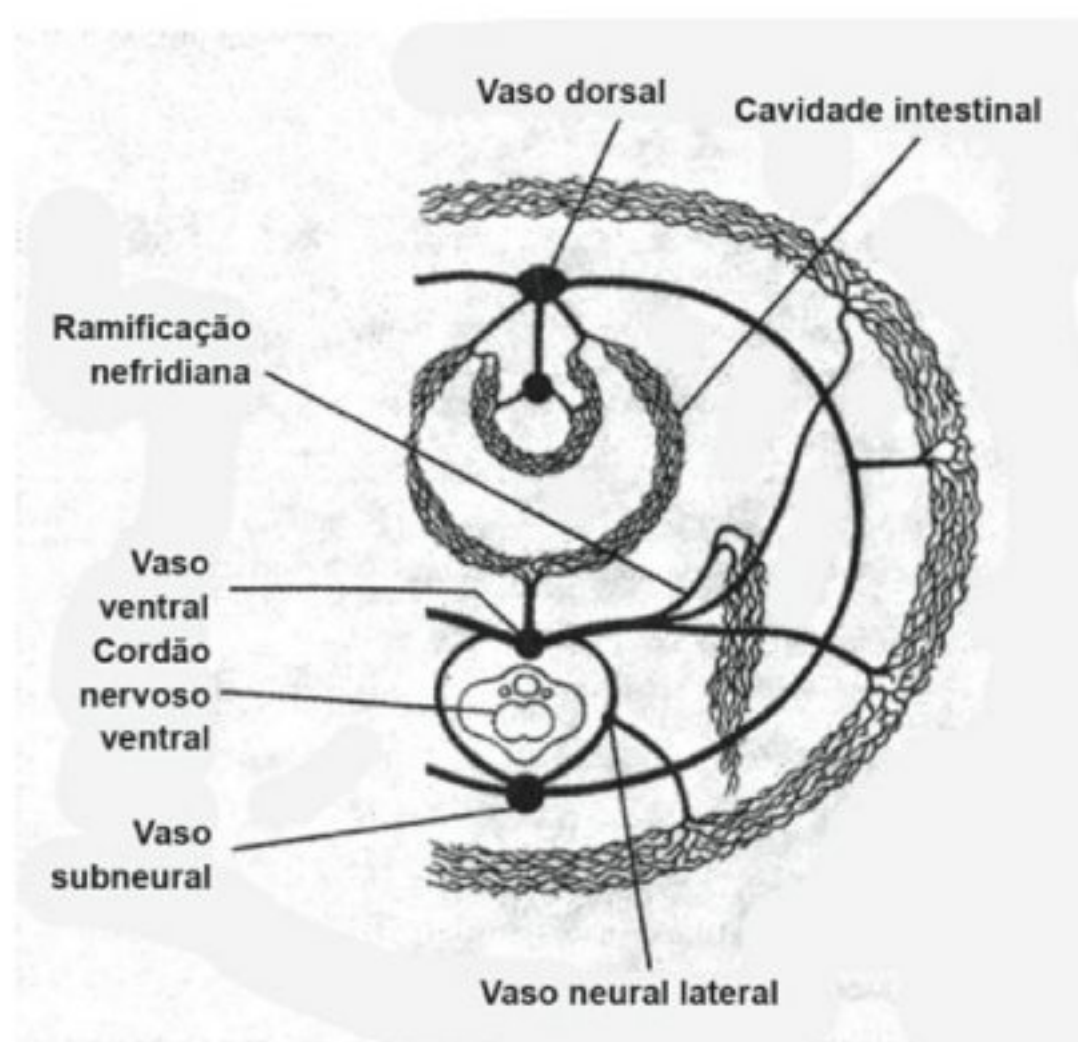


Fig. 3.21 A circulação mostrada em uma seção transversal de uma minhoca. O vaso dorsal é contrátil e bombeia sangue para dentro dos vasos maiores. O tegumento é útil na troca de gases e é intensamente vascularizado. Vasos especiais do tegumento fornecem sangue rico em oxigênio para o cordão nervoso ventral diretamente da pele (Meglitsch, 1972).

a 3 cm e um peso de mais de 500 ou 600 g. Seu sangue contém hemoglobina e tem uma grande afinidade pelo oxigênio, com uma pressão de meia saturação (P_{50}) de aproximadamente 7 mmHg (Johansen e Martin, 1966). Em combinação com o sistema circulatório altamente desenvolvido, a minhoca gigante obtém um fornecimento adequado de oxigênio, usando apenas a pele como órgão respiratório.

Equinodermos

Os equinodermos (p. ex., estrela-do-mar, ouriço-do-mar e pepinos-do-mar) têm três sistemas preenchidos por fluido: o sistema celômico, o sangue ou sistema hemal e o sistema vascular aquífero. Este último funciona principalmente na locomoção; é um sistema hidráulico utilizado no movimento dos pés e é preenchido com um líquido semelhante à água do mar.

Um equinodermo tem um grande celoma entre a parede do corpo e o trato digestivo, preenchido com um

fluido celômico que parece ser importante no transporte de nutrientes entre o trato digestivo e outras partes do corpo (Farmanfarmaiari 1962).

O sistema vascular sanguíneo ou hemal dos equinodermos contém um fluido separado que, em alguns pepinos-do-mar (Holothurians), contém hemoglobina. A hemoglobina do pepino do mar *Cucumaria* tem uma afinidade pelo oxigênio bastante elevada, com pressões de meia saturação entre 5 e 10 mmHg (dependendo da temperatura) e uma surpreendente ausência do efeito Bohr entre pH 7,5 e 6,5 (Manwell, 1959). Essas características, aparentemente, coadunam-se muito bem com o ambiente lamacento, frequentemente deficiente em oxigênio, no qual vivem os pepinos-do-mar.

A relação entre o sistema hemal e o sistema celômico não é bem entendida e o papel do sistema hemal na respiração e suprimento de oxigênio para o animal não é claro. O papel do sistema vascular aquífero está principalmente relacionado à locomoção e é mais bem entendido.

Moluscos

Com exceção do polvo e da lula, os moluscos têm sistemas circulatórios abertos. O sangue de muitos moluscos contém hemocianina e alguns poucos possuem hemoglobina. A capacidade de transporte de oxigênio do sangue tende a estar correlacionada com o tamanho do animal e, em particular, com sua atividade.

Os moluscos, em geral, têm um coração bem desenvolvido e o batimento cardíaco é ajustado para satisfazer as demandas fisiológicas de oxigênio. Um crescente retorno venoso sanguíneo para o coração causa um aumento tanto na amplitude como na frequência do batimento cardíaco. O coração dos moluscos continua a bater se for isolado do sistema nervoso; ele tem uma ritmicidade inerente com um marcapasso. Contudo, o coração também está sob a influência de neurosecreções que modificam seu batimento. A acetilcolina inibe o coração e a serotonina age como uma substância excitatória.

No vôngole o movimento ativo do pé está baseado no uso do sangue como um fluido hidráulico. Grandes seios sanguíneos no pé são controlados por válvulas que ajudam no ajuste tanto do tamanho como dos movimentos do pé. Isso é particularmente importante em espécies que se entocam, as quais utilizam o pé para se mover através do substrato.

Os cefalópodes (polvo e lula) têm sistemas circulatórios fechados altamente desenvolvidos, com artérias, veias e redes capilares distintas. Isso está relacionado à alta organização e atividade destes animais e à importância do sangue nas trocas respiratórias nas brânquias assim como na função renal.

Polvos e lulas têm pressões sanguíneas relativamente altas, que durante a atividade podem exceder 75 mmHg (10 kPa) (Wells, 1979; Bourne, 1982). Como nos vertebrados, as artérias têm paredes elásticas que se distendem durante a sístole. Portanto, elas servem como um reservatório elástico que mantém a pressão sanguínea durante a diástole, servindo para suavizar o fluxo sanguíneo pulsátil proveniente do coração. Fibras elásticas isoladas das artérias do polvo têm propriedades semelhantes às fibras elásticas encontradas nas paredes arteriais dos vertebrados (Shadwick e Gosline, 1981). A composição de aminoácidos dessas proteínas é diferente, sugerindo que cada proteína tenha surgido independentemente durante a evolução.

O fato de que os cefalópodes têm um sistema circulatório fechado significa que o sangue continua confinado dentro dos vasos sanguíneos. Portanto, o sangue permanece distintamente separado do fluido intersticial. O sangue constitui aproximadamente 6% do peso corpóreo e o líquido intersticial, em torno de 15%. Essas ordens de grandeza são surpreendentemente semelhantes àsquelas dos volumes de fluido correspondentes nos vertebrados.

O sistema aberto de um molusco não-cefalópode não separa o sangue do fluido intersticial e o sangue flui livremente através do espaço extracelular; o volume sanguíneo é, portanto, muito grande e pode constituir mais de 50% do peso corpóreo fresco (sem a concha) (Martin e col., 1958).

Nos sistemas circulatórios abertos, há a ausência de vasos sanguíneos periféricos distintos, o que criou a impressão de que o fluxo sanguíneo nos espaços do corpo não é direcionado, nem cuidadosamente separado, como acontece nos vertebrados. Estudos sobre o abalone (gastrópode, *Haliotis cracherodii*) sugerem que o sangue seja distribuído para os vários órgãos, não na proporção direta da massa, mas proporcionalmente ao seu consumo de oxigênio. Por exemplo, os músculos do pé constituem 66% do peso corpóreo total (com a exclusão da concha), mas recebem somente 27% do débito cardíaco. Em

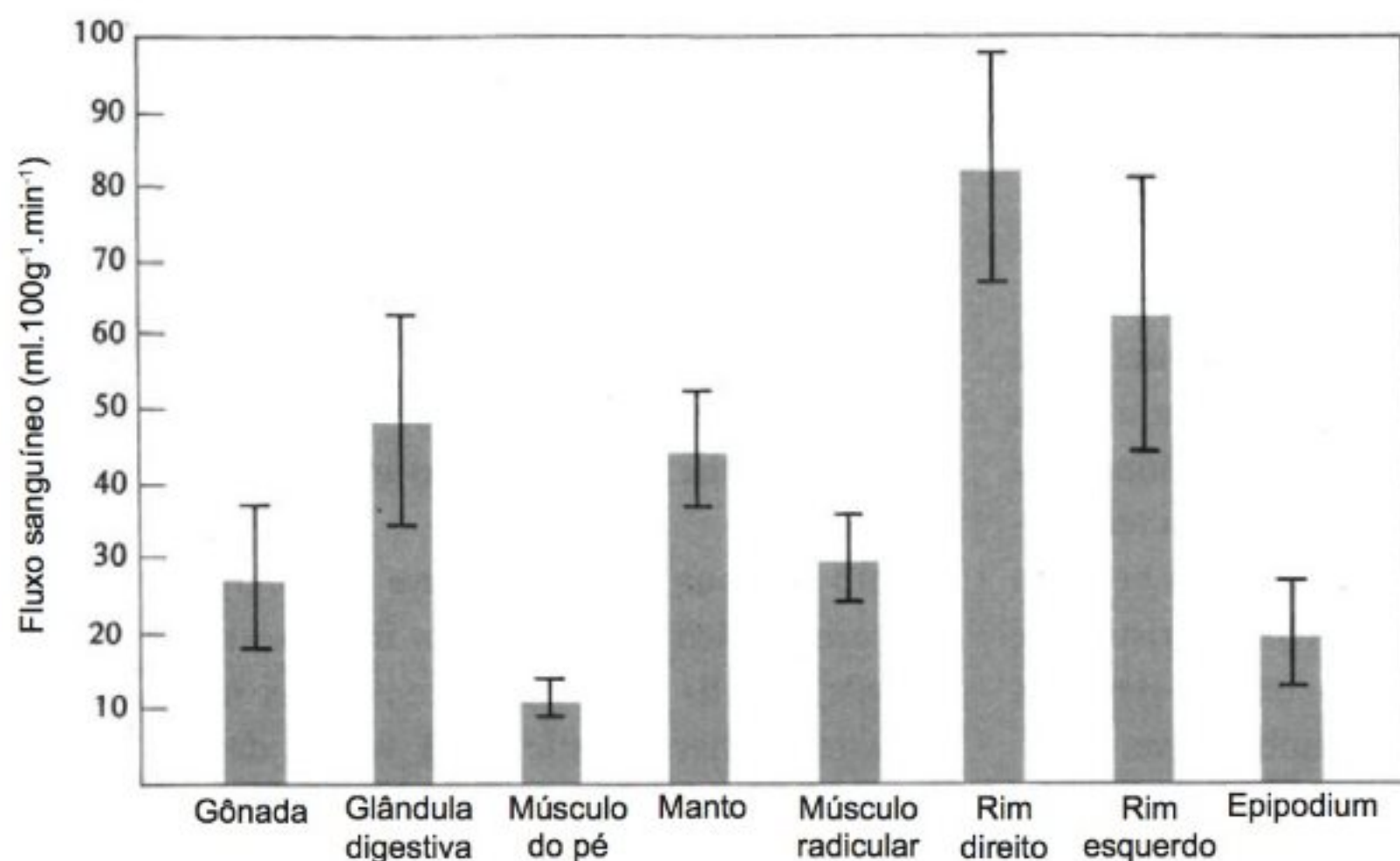


Fig. 3.22 Taxas do fluxo sanguíneo nos tecidos selecionados do abalone negro. As barras verticais são ± 1 EP (Jorgensen e col., 1972).

contraste, a glândula digestiva representa apenas 6% do peso corpóreo mas recebe 13% do débito cardíaco (Jorgensen e col., 1984). A figura 3.22 mostra que, por unidade de peso, o fluxo sanguíneo para o rim direito é aproximadamente oito vezes maior que o fluxo para o músculo do pé. É claro que os sistemas abertos podem ser muito mais efetivos na distribuição sanguínea do que se pensava anteriormente.

Insetos

Um inseto normalmente tem um vaso sanguíneo principal que se estende ao longo do lado dorsal. A parte posterior desse vaso funciona como um “coração” e é provido de uma série de aberturas com válvulas através das quais o sangue pode entrar. A parte anterior do vaso sanguíneo, que poderia ser chamada de “aorta”, é contrátil e pode apresentar ondas peristálticas que impulsionam o sangue na direção anterior. Esse vaso sanguíneo principal ramifica-se e prossegue em direção à cabeça, onde termina. As ramificações da aorta suprem a maior parte do corpo, onde o sangue flui livremente entre os tecidos e lentamente percola de volta ao coração.

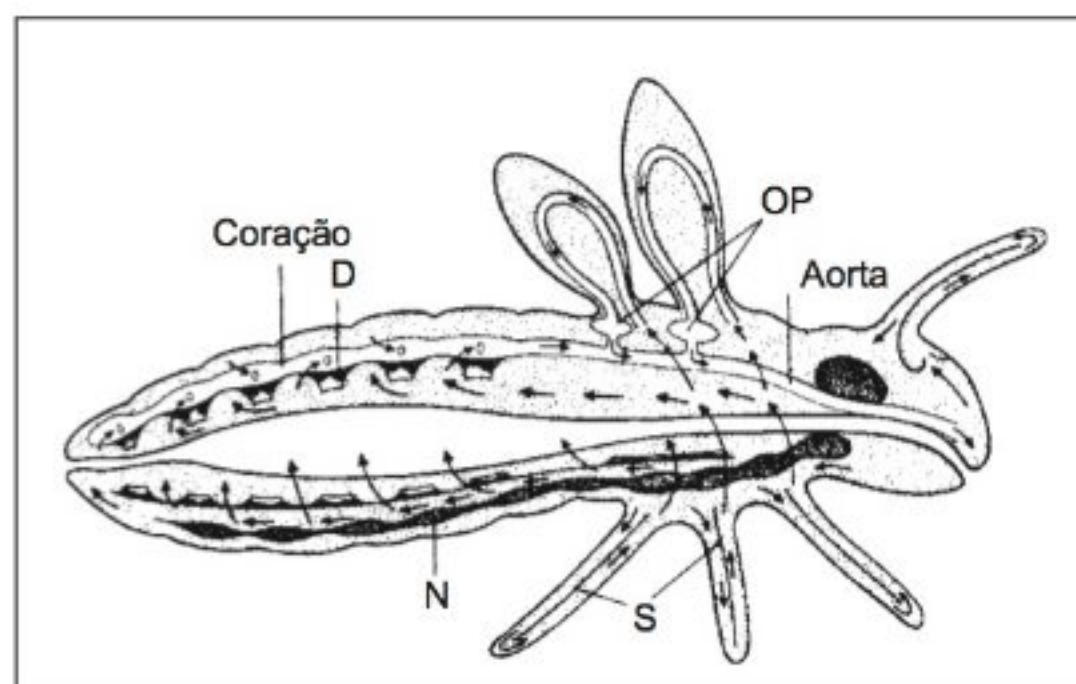


Fig. 3.23 O sistema circulatório bem desenvolvido num inseto tem um vaso dorsal principal que leva sangue proveniente do coração. Apesar de a circulação ser aberta, o sangue segue certos canais devido à presença de membranas longitudinais, especialmente nas pernas. As setas indicam o curso da circulação. D, diafragma dorsal com músculos; N, cordão nervoso; OP, órgãos pulsáteis; S, septos que dividem apêndices (Wigglesworth, 1972).

Em muitos insetos, membranas longitudinais dão alguma direção ao sangue que flui entre os tecidos. Nas antenas e nos membros, o sangue pode entrar de um lado

e sair do outro. Dessa forma, o sangue é conduzido para certos trajetos, apesar de não fluir em vasos sanguíneos isolados (Fig. 3.23).

Como o sistema sanguíneo é aberto, a pressão sanguínea de um inseto dificilmente excede a pressão tecidual. O sangue dos insetos não exerce papel na respiração; suas principais funções são levar nutrientes e metabólitos pelo corpo e prover um sistema de transporte de hormônios, que nos insetos são de grande importância na coordenação fisiológica (crescimento, muda, etc.). Em alguns insetos, a circulação sanguínea também é essencial na distribuição de calor e, em particular, na regulação da perda de calor nos insetos voadores altamente ativos (Heirinch, 1971).

Apesar de o coração e o vaso dorsal serem os principais componentes do sistema circulatório de insetos, muitos também possuem órgãos ou corações acessórios com função de bomba. Eles são particularmente importantes para manter a circulação nos apêndices (asas, pernas e antenas). O fluxo sanguíneo nas asas é auxiliado por órgãos pulsáteis no interior delas, localizados nos canais que conduzem o sangue de volta para o corpo (Thomsen, 1938).

O fluxo sanguíneo dentro das antenas é auxiliado por órgãos contráteis localizados em suas bases. Eles funcionam aspirando sangue dos seios sanguíneos na cabeça. Muitos insetos também têm corações nas pernas que auxiliam na circulação sanguínea para esses importantes apêndices. Os corações acessórios de um inseto e suas contrações são independentes do coração dorsal: eles podem bater em ritmos diferentes; um pode parar enquanto os outros continuam a bater e nenhum deles é dependente do coração dorsal.

O enchimento do coração dorsal de um inseto ocorre por sucção. Um grupo de músculos (os *músculos aliformes*) irradia-se do coração; quando se contraem, a expansão do coração puxa o sangue, através de aberturas com válvulas (*óstios*), para dentro da luz deste. A contração subsequente do coração impulsiona o sangue para frente, na direção da cabeça, e as válvulas evitam que o sangue flua para fora, através dos óstios (Fig. 3.24).

Aracnídeos

O sistema circulatório das aranhas e escorpiões é semelhante ao dos insetos, mas pode ter um papel maior na respiração em relação a estes. A hemocianina é encontrada no sangue de alguns escorpiões e tanto es-

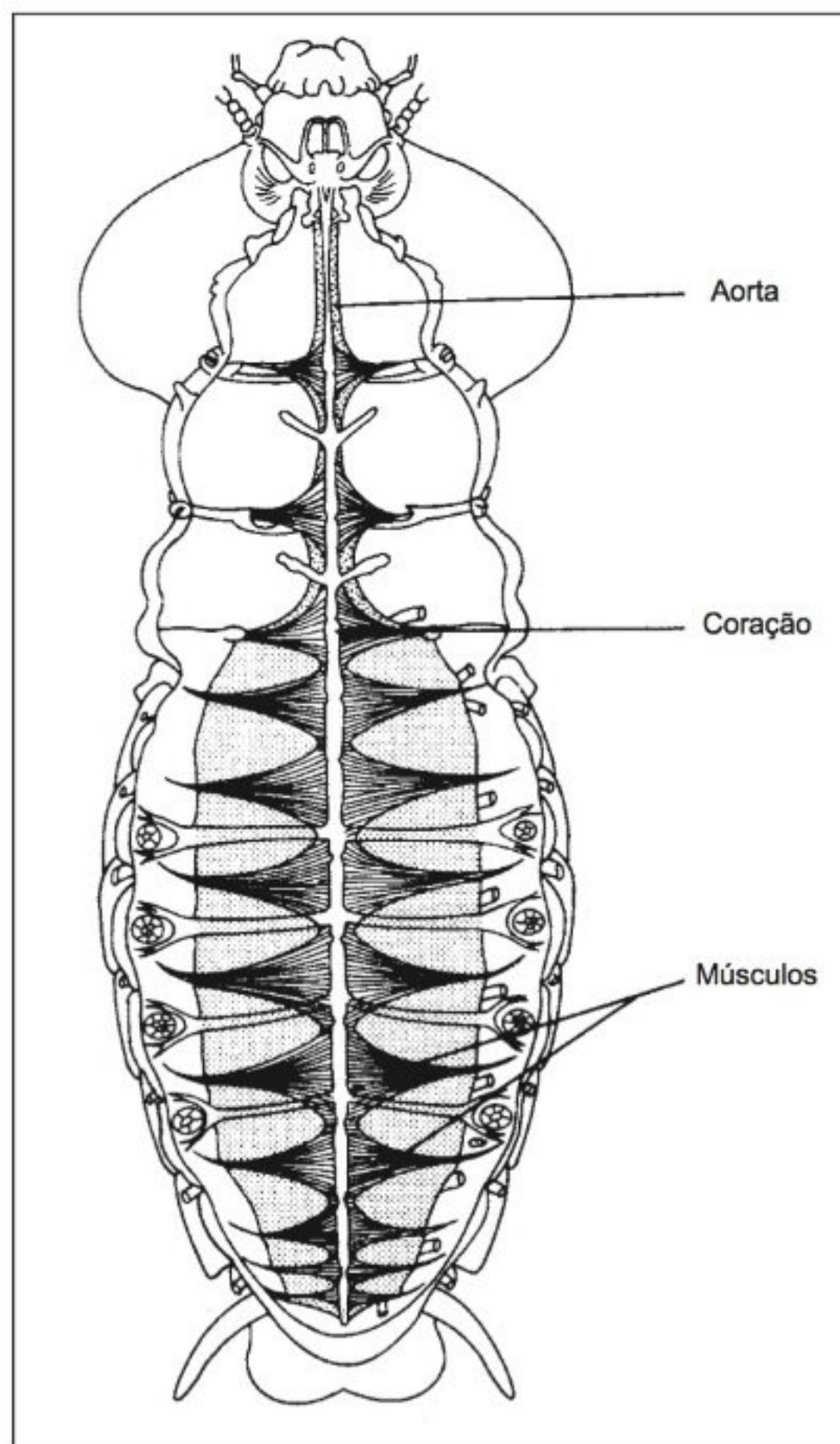


Fig. 3.24 O coração dos insetos consiste de uma porção contrátil do vaso sanguíneo dorsal principal. O enchimento do coração com sangue ocorre por sucção, realizada por músculos que tracionam externamente as paredes cardíacas. Esta figura mostra a dissecação de uma barata (*Blattella germanica*) (Modificado de Nutting, 1951).

corpiões como aranhas apresentam órgãos respiratórios definidos que são perfundidos por sangue. Isso não deve ser surpresa, pois os aracnídeos não possuem sistema traqueal, característico dos insetos.

O coração dos aracnídeos está localizado dorsalmente no abdome. Ele se enche através das aberturas com válvulas (*óstios*) e esvazia-se no interior das arté-

rias. Nas aranhas, artérias distintas levam sangue às pernas, onde uma pressão sanguínea relativamente alta é importante na locomoção. Nas pernas das aranhas não há músculos extensores e o sangue é utilizado como um fluido hidráulico para a extensão da perna. Nas aranhas saltadoras a pressão sanguínea pode alcançar a surpreendente marca de 400 mmHg (kPa), ou aproximadamente 0,5 atm (ver o Cap. 10).

Crustáceos

O sistema circulatório dos crustáceos é extremamente variável. Pequenos crustáceos têm sistemas circulatórios pouco desenvolvidos, frequentemente sem apresentarem nenhum coração; grandes crustáceos, em particular os decápodos (lagosta, caranguejo e lagostim), possuem sistemas circulatórios bem desenvolvidos e o sangue contém pigmentos respiratórios (hemocianina).

O sistema circulatório de crustáceos está baseado nas mesmas estruturas morfológicas que as dos outros artrópodos, mas difere da circulação dos insetos num importante aspecto fisiológico: os crustáceos possuem brânquias e, portanto, uma circulação bem definida para elas.

O coração dorsal de um grande crustáceo situa-se num seio pericárdico a partir do qual o sangue entra no coração através de óstios com válvulas. Normalmente, há uma artéria principal que sai do coração na direção anterior e uma outra na direção posterior. À medida que as artérias se ramificam, o sangue deixa os vasos e flui entre os tecidos para um sistema de seios ventrais. A partir daí, o sangue flui para as brânquias e depois, por meio de vasos distintos, retorna ao coração.

Como resultado dessa disposição, o coração dos decápodos é suprido diretamente com sangue oxigenado, que é depois bombeado para os tecidos (Fig. 3.25). Esse arranjo é o oposto do de peixes; neles, o coração recebe sangue venoso desoxigenado, que é então bombeado para as brânquias e para os tecidos. O coração dos peixes, contudo, é suprido com sangue oxigenado, através de uma ramificação da circulação branquial, a partir da qual o sangue oxigenado alcança diretamente o músculo cardíaco.

Anteriormente neste capítulo, discutimos como um aumento da capacidade de oxigênio do sangue, provocado pela presença de um pigmento respiratório, reduz o

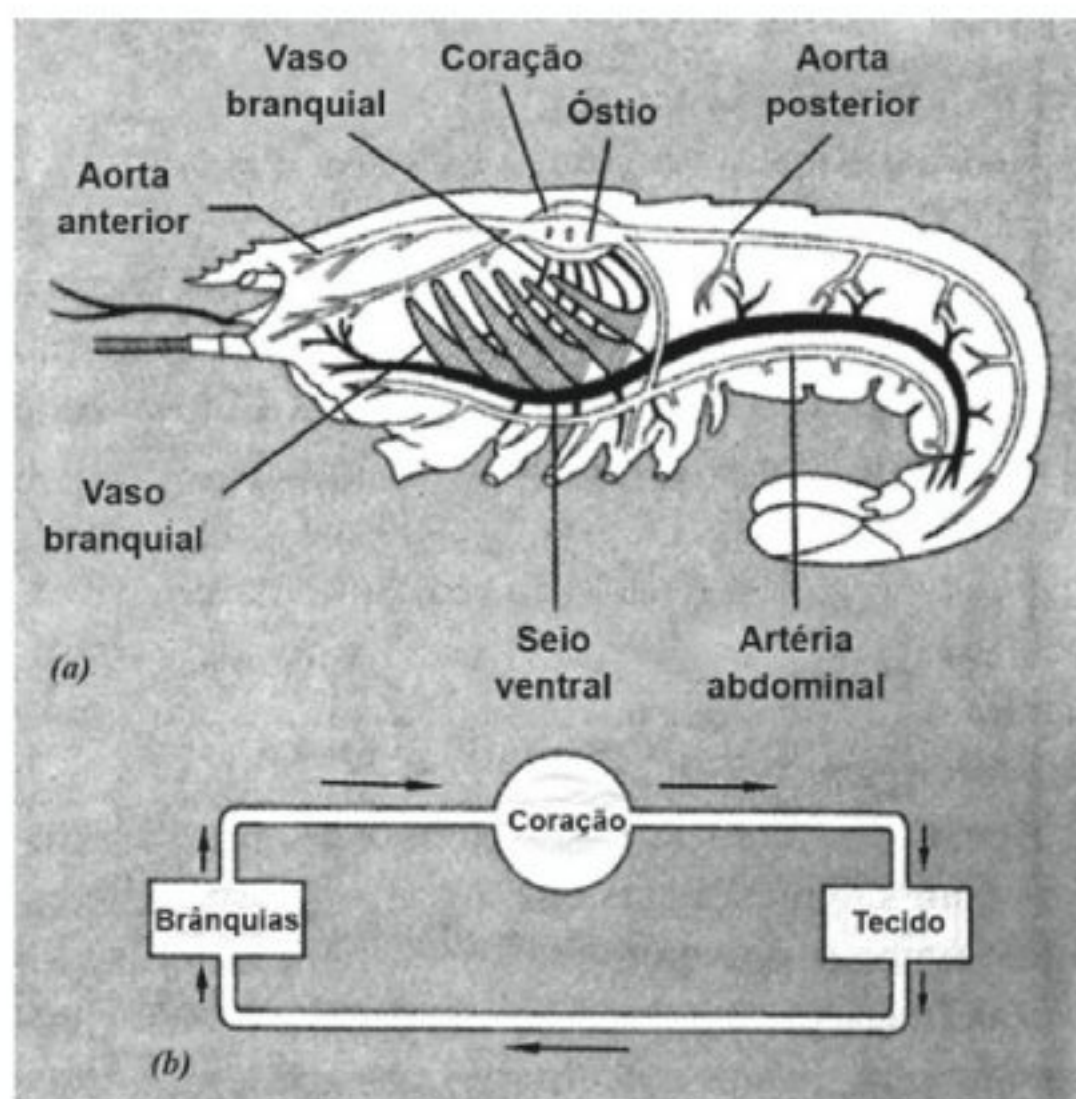


Fig. 3.25 Circulação na lagosta (a). Em grandes crustáceos, o sangue oxigenado das brânquias é enviado diretamente para o coração, que o bombeia para os tecidos (b). Nos peixes, o coração possui uma localização diferente, anterior às brânquias (ver Fig. 3.4) (Meglitsch, 1972).

volume sanguíneo que deve ser bombeado para fornecer oxigênio para os tecidos (ver Fig. 3.2). Os caranguejos dão uma boa demonstração desse princípio devido às amplas variações, de espécie para espécie, no conteúdo de hemocianina do sangue. A figura 3.26 mostra que quanto maior o conteúdo de hemocianina do sangue, menor é a quantidade de sangue bombeado para suprir os tecidos com uma dada quantidade de oxigênio.

O mesmo princípio se aplica, é claro, às demandas impostas sobre a circulação em todos os animais que têm pigmento respiratório: quanto maior a capacidade de oxigênio do sangue, menor o volume que deve ser bombeado. Há uma permuta entre o custo do fornecimento do pigmento respiratório e o custo de bombeamento, e a pergunta que surge é: qual é a estratégia mais vantajosa? Parece que para animais muito ativos, uma alta capacidade de oxigênio é mais importante; para animais lentos e sedentários pode ser mais econômico evitar um grande investimento na síntese de altas concentrações de um pigmento respiratório.

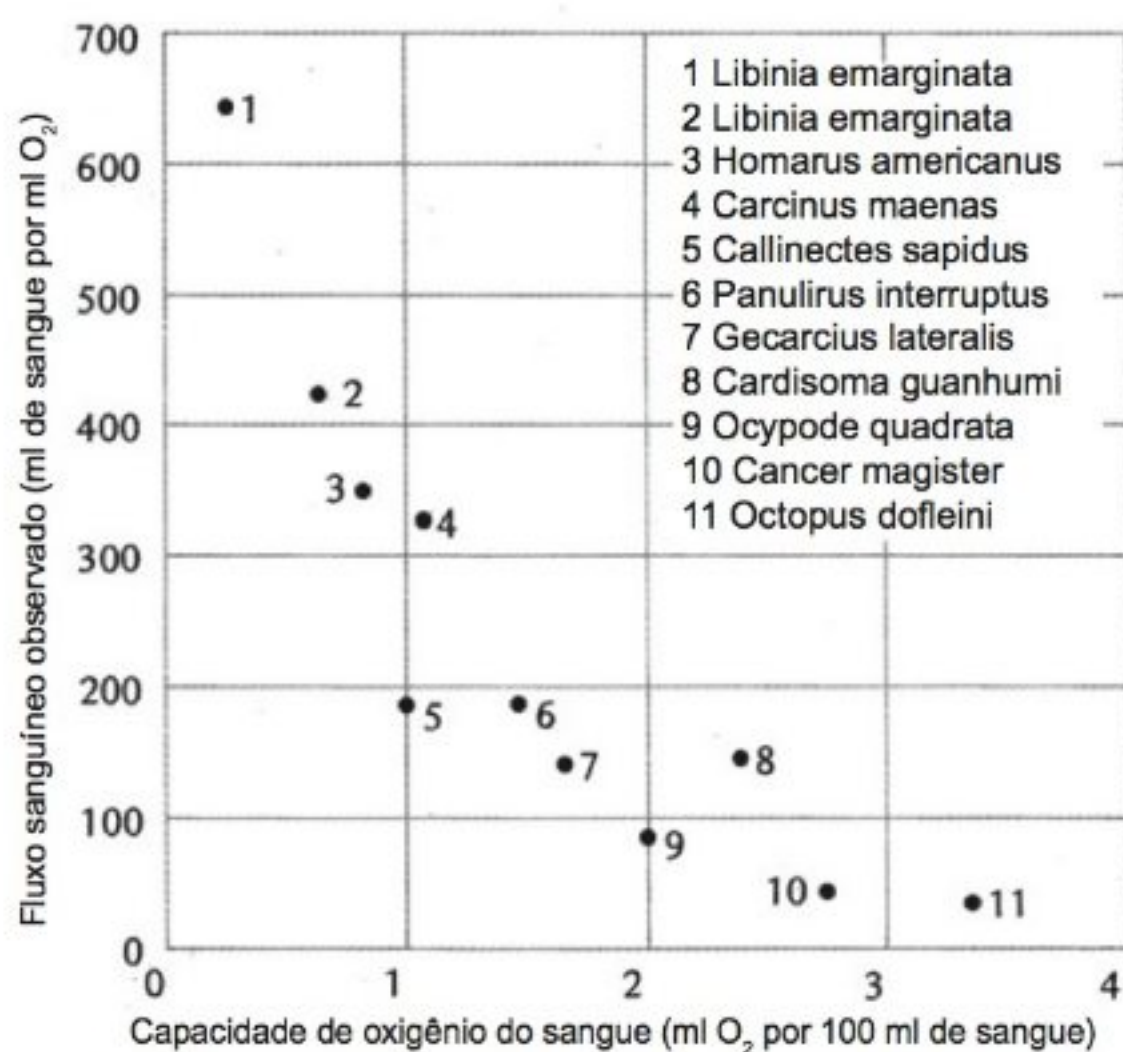


Fig. 3.26 Volume sanguíneo necessário para suprir 1 ml de oxigênio a um animal, plotado em relação à concentração de hemocianina no sangue. Para cada uma das 10 espécies de caranguejos, o fluxo sanguíneo medido é relacionado com o consumo, no mesmo animal, de 1 ml de oxigênio (Burnett, 1979).

COAGULAÇÃO SANGUÍNEA E HEMOSTASIA

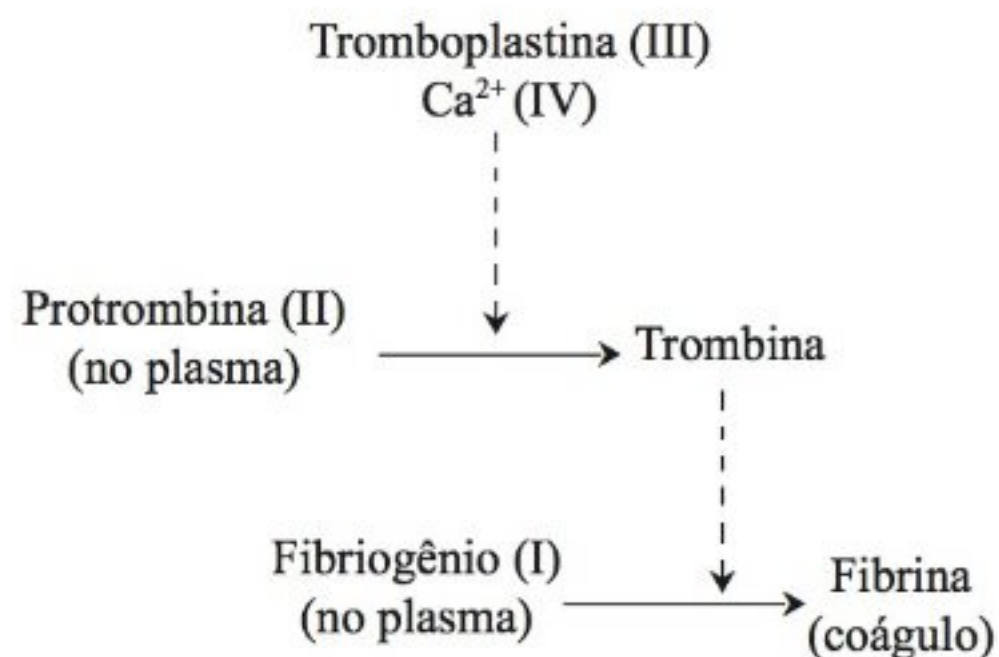
Diversos mecanismos ajudam evitar a perda de sangue de vasos rompidos. Uma perda grave de sangue leva a uma diminuição na pressão sanguínea, reduzindo, portanto, o fluxo a partir de uma área lesada. Os vasos sanguíneos lesados se contraem e assim diminuem o fluxo. O mecanismo mais importante, contudo, é a oclusão desses vasos no local da lesão com um tampão que consiste de proteína coagulada e células sanguíneas. Tal tampão ou *coágulo* é importante na completa suspensão do sangramento em lesões pequenas, mas se vasos sanguíneos maiores forem rompidos, isso não será suficiente.

O mecanismo de *coagulação* tem sido bastante estudado nos mamíferos, particularmente no homem, porque a coagulação sanguínea é de grande importância médica. Para ser efetivo, um mecanismo de coagulação deve agir rapidamente; entretanto, o sangue não deve coagular

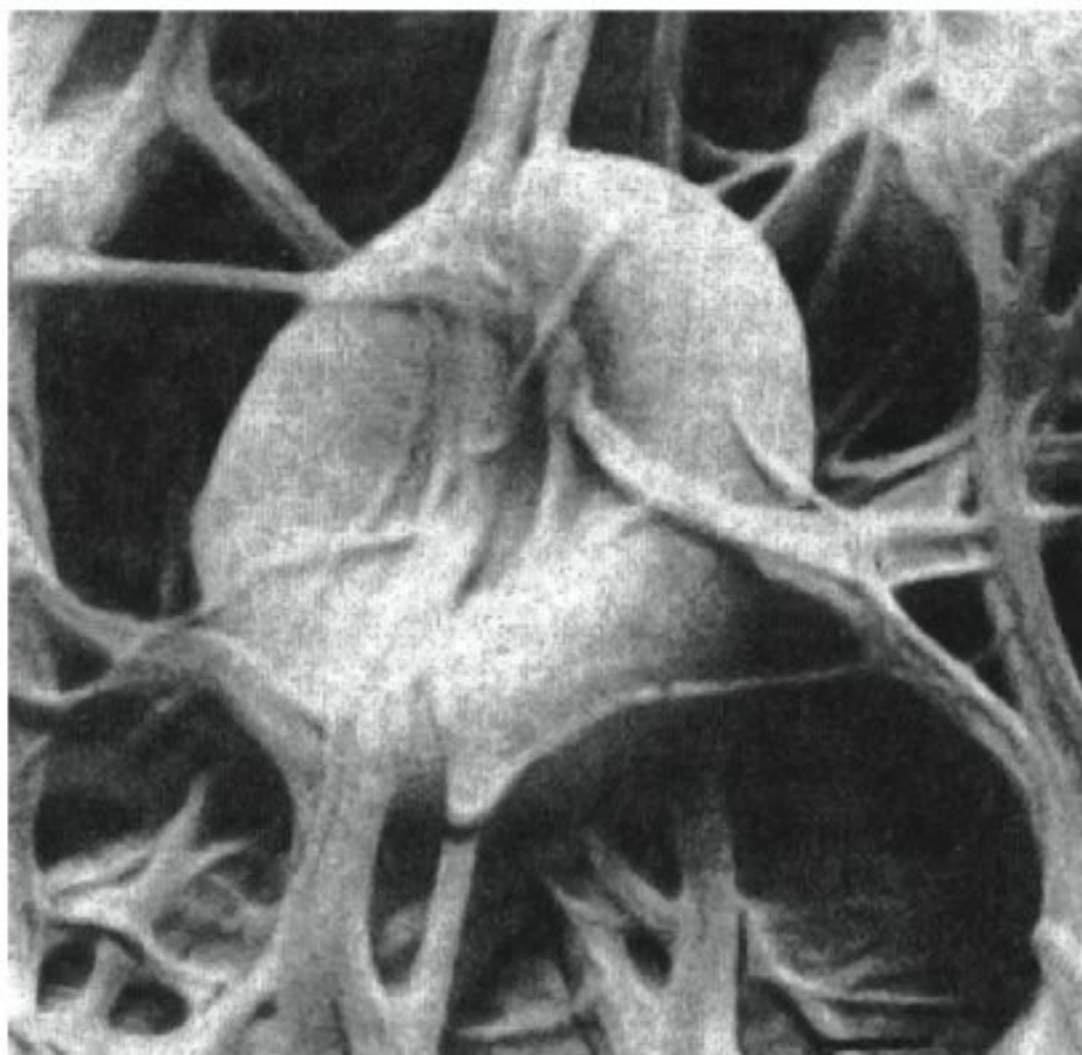
dentro do sistema vascular. Portanto, o sangue deve ter uma habilidade inerente para coagular e o mecanismo de coagulação deve estar pronto para ser acionado quando necessário. Por outro lado, esse mecanismo não deve cessar inadvertidamente.

Nos vertebrados, o coágulo de sangue consiste de *fibrina*, uma proteína fibrosa insolúvel formada a partir do *fibrinogênio*, uma proteína solúvel presente no plasma normal numa quantidade de aproximadamente 0,3%. A transformação do fibrinogênio em fibrina é catalisada pela enzima *trombina* e a razão pela qual o sangue não coagula no sistema vascular é porque a trombina está ausente no sangue circulante. Contudo, a trombina pode ser formada rapidamente porque seu precursor, a *protrombina*, já se encontra presente no plasma.

O que é necessário para iniciar a coagulação é a formação de trombina a partir de protrombina. Este é apenas o último passo na complexa sequência de eventos bioquímicos que foram lentamente esclarecidos em estudos de pacientes com várias deficiências no mecanismo de coagulação (p. ex., hemofilia). Um total de 12 fatores de coagulação foram identificados, numerados de I a XIII (fator VI é um termo que não é mais usado). Alguns dos passos finais do mecanismo de coagulação são apresentados no seguinte diagrama.



Os principais passos do mecanismo de coagulação podem parecer uma complicação desnecessária e de fato têm sido um grande obstáculo no esclarecimento do que acontece. Do ponto de vista biológico, a importância de vários passos parece ser explicada pelo fato de que o mecanismo de coagulação funciona como um amplificador bioquímico (MacFarlane, 1964). A coagulação é normalmente iniciada quando o sangue entra em contato



GLÓBULO VERMELHO Um glóbulo vermelho humano capturado na rede de fibrina num coágulo sanguíneo. A célula, cujo diâmetro é de aproximadamente 6 μm tem um formato bicôncavo característico dos glóbulos vermelhos de mamíferos. (Cortesia de Emil Bernstein, Gillete Company Research Institute; *Science*, 1971, vol. 173, nº 3993, foto da capa.)

com superfícies “estranhas” ou tecidos lesados. Isso, por sua vez, inicia uma série de passos enzimáticos nos quais a enzima formada no primeiro passo serve como um catalisador ou ativador para o passo seguinte e assim por diante. A série de etapas forma uma *cascata enzimática* que termina com a formação final do coágulo, no qual o fibrinogênio solúvel é transformado em fibrina insolúvel.

A amplificação enzimática permite que a coagulação ocorra rapidamente, provendo ainda uma considerável margem de segurança para evitar a coagulação espontânea no interior do sistema vascular. A analogia com um sistema de amplificação eletrônica é óbvia. Se é desejado um sistema de amplificação com um baixo nível de ruído, usa-se de preferência diversos passos com baixa amplificação em cada passo, ao invés de um simples passo com uma alta amplificação. Isto minimiza a chance de um ruído aleatório no sistema poder disparar o passo final, garantindo, assim, uma margem adequada de segurança.

Um mecanismo hemostático é tão essencial para a maioria dos invertebrados quanto para os vertebrados.

O fato de que muitos têm sistemas circulatórios abertos torna a situação mais difícil, pois neles a contração dos vasos sanguíneos não é útil. Contudo, os sistemas abertos têm baixas pressões sanguíneas, o que diminui a tendência para a perda de grandes volumes de fluido.

Os dois mecanismos hemostáticos distintos dos vertebrados – coagulação sanguínea e vasoconstrição local – têm seus correspondentes nos invertebrados. O mecanismo mais simples dos invertebrados é a aglutinação de corpúsculos sanguíneos sem a participação de proteínas plasmáticas (Grégoire e Tagnon, 1962). A aglutinação é seguida da formação de uma rede celular que se retrai e ajuda a ocluir o ferimento. Isto é frequentemente auxiliado pela contração muscular da parede do corpo, ajudando assim no fechamento do ferimento.

Uma verdadeira coagulação, induzida pelas alterações enzimáticas de proteínas sanguíneas instáveis, foi descrita para muitos artrópodes, especialmente os crustáceos. O mecanismo de coagulação dos invertebrados, quando ocorre, é bioquimicamente diferente daquele dos vertebrados. Por exemplo, a coagulação dos vertebrados é inibida pela heparina, um mucopolissacarídeo que pode ser isolado do fígado de mamíferos. A heparina não tem efeito sobre o sistema de coagulação do caranguejo ferradura *Limulus* (um aracnídeo, não um caranguejo) e praticamente nenhum efeito sobre o sangue dos crustáceos (Needhan, 1970).

As informações acerca dos mecanismos de coagulação dos invertebrados são muito incompletas, mas o conhecimento presente indica que tais mecanismos devem ter se desenvolvido independentemente, muitas vezes, durante a evolução.

Nestes três primeiros capítulos, foram discutidos os gases respiratórios e seu transporte. A seguir, serão abordadas as questões concernentes ao fornecimento de energia e problemas correlatos.

REFERÊNCIAS

- Altman, P. L., and Dittmer, D. S. (eds.) (1971) *Biological Handbooks: Respiration and Circulation*. Bethesda: Federation of American Societies for Experimental Biology. 930 pp.
- Bond, C. F., and Gilbert, P. W. (1958) Comparative study of blood volume in representative aquatic and non-aquatic birds. *Am. J. Physiol.* 194:519–521.

- Bourne, G. B. (1982) Blood pressure in the squid, *Loligo pealei*. *Comp. Biochem. Physiol.* 72A:23–27.
- Burnett, L. E. (1979) The effects of environmental oxygen levels on the respiratory function of hemocyanin in the crabs, *Libinia emarginata* and *Ocypode quadrata*. *J. Exp. Zool.* 210: 289–300.
- Burton, A. C. (1972) *Physiology and Biophysics of the Circulation: An Introductory Text*. 2d ed. Chicago: Year Book. 217 pp.
- Butler, P. J., West, N. H., and Jones, D. R. (1977) Respiratory and cardiovascular responses of the pigeon to sustained level flight in a wind-tunnel. *J. Exp. Biol.* 71:7–26.
- Davies, P. F. (1989) How do vascular endothelial cells respond to flow? *News Physiol. Sci.* 4:22–25.
- Farmanfarmaian, A. (1966) The respiratory physiology of echinoderms. In *Physiology of Echinodermata* (R. A. Boolootian, ed.), pp. 245–265. New York: Wiley and Sons.
- Folkow, B., and Neil, E. (1971) *Circulation*. New York: Oxford University Press. 593 pp.
- Foxon, G. E. H. (1955) Problems of the double circulation in vertebrates. *Biol. Rev.* 30:196–228.
- Gordon, M. S. (1972) *Animal Physiology: Principles and Adaptations*, 2d ed. New York: Macmillan. 592 pp.
- Grégoire, C., and Tagnon, H. J. (1962) Blood coagulation. *Comp. Biochem.* 4:435–482.
- Guyton, A. C. (1976) Symposium: Interstitial fluid pressure and dynamics of lymph formation. *Fed. Proc.* 35:1861–1885.
- Hargens, A. R., Millard, R. W., Petterson, K., and Johansen, K. (1987) Gravitational haemodynamics and oedema prevention in the giraffe. *Nature, Lond.* 329:59–60.
- Heinrich, B. (1971) Temperature regulation of the sphinx moth, *Manduca sexta*. 2. Regulation of heat loss by control of blood circulation. *J. Exp. Biol.* 84:153–166.
- Johansen, K. (1960) Circulation in the hagfish, *Myxine glutinosa* L. *Biol. Bull.* 118:289–295.
- Johansen, K. (1970) Air breathing in fishes. In *Fish Physiology*, vol. 4 (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), pp. 361–411. New York: Academic Press.
- Johansen, K., and Martin, A. W. (1965) Circulation in a giant earthworm, *Glossoscolex giganteus*. 1. Contractile processes and pressure gradients in the large blood vessels. *J. Exp. Biol.* 43:333–347.
- Johansen, K., and Martin, A. W. (1966) Circulation in a giant earthworm, *Glossoscolex giganteus*. 2. Respiratory properties of the blood and some patterns of gas exchange. *J. Exp. Biol.* 45:165–172.
- Jorgensen, D. D., Ware, S. K., and Redmond, J. R. (1984) Cardiac output and tissue blood flow in the abalone, *Haliotis cracherodii* (Mollusca, Gastropoda). *J. Exp. Zool.* 231:309–324.
- Kuceniuk, J. W., and Jones, D. R. (1977) The oxygen transport system in trout (*Salmo gairdneri*) during sustained exercise. *J. Exp. Biol.* 69:247–260.
- Krijgsman, B. J. (1956) Contractile and pacemaker mechanisms of the heart of tunicates. *Biol. Rev.* 31:288–312.
- LaBarbera, M. (1990) Principles of design of fluid transport systems in zoology. *Science* 249:992–1000.
- Lasiewski, R. C., and Calder, W. A., Jr. (1971) A preliminary allometric analysis of respiration variables in resting birds. *Respir. Physiol.* 11:152–166.
- Lasiewski, R. C., Weathers, W. W., and Bernstein, M. H. (1967) Physiological responses of the giant hummingbird, *Patagona gigas*. *Comp. Biochem. Physiol.* 23:797–813.
- Lillywhite, H. B. (1993) Orthostatic intolerance of viperid snakes. *Physiol. Zool.* 66(6):1000–1014.
- MacFarlane, R. G. (1964) An enzyme cascade in the blood clotting mechanism, and its function as a biochemical amplifier. *Nature, Lond.* 202:498–499.
- Manwell, C. (1959) Oxygen equilibrium of *Cucumaria miniata* hemoglobin and the absence of the Bohr effect. *J. Cell. Comp. Physiol.* 53:75–84.
- Martin, A. W., Harrison, F. M., Huston, M. J., and Stewart, D. M. (1958) The blood volumes of some representative molluscs. *J. Exp. Biol.* 35:260–279.
- Meglitsch, P. A. (1972) *Invertebrate Zoology*, 2d ed. New York: Oxford University Press. 834 pp.
- Melbin, J., and Noordergraaf, A. (1971) Elastic deformation in orthotropic vessels: Theoretical and experimental results. *Circulation Res.* 29:680–692.
- Moalli, R., Meyers, R. S., Jackson, D. C., and Millard, R. W. (1980) Skin circulation of the frog, *Rana catesbeiana*: Distribution and dynamics. *Respir. Physiol.* 40:137–148.
- Needham, A. E. (1970) Haemostatic mechanisms in the invertebrata. In *The Haemostatic Mechanism in Man and Other Animals*. (R. G. MacFarlane, ed.), pp. 19–44. Symposium of the Zoological Society of London, No. 27. London: Academic Press.
- Nutting, W. L. (1951) A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. *J. Morphol.* 89:501–597.
- Randall, D. J. (1970) The circulatory system. In *Fish Physiology*, vol. 4 (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), pp. 133–172. New York: Academic Press.

- Satchell, G. H. (1970) A functional appraisal of the fish heart. *Fed. Proc.* 29:1120–1123.
- Seymour, R. S., Hargens, A. R., and Pedley, T. J. (1993) The heart works against gravity. *Am. J. Physiol.* 265(4): R715–R720.
- Shadwick, R. E., and Gosline, J. M. (1981) Elastic arteries in invertebrates: Mechanics of the octopus aorta. *Science* 213: 759–761.
- Shkolnik, A., Borut, A., and Choshniak, J. (1972) Water economy of the Beduin goat. *Symp. Zool. Soc. London.* 31: 229–242.
- Skalak, R., and Branemark, P. I. (1969) Deformation of red blood cells in capillaries. *Science* 164:717–719.
- Snyder, G. K. (1973) Erythrocyte evolution: The significance of the Fåhræus-Lindqvist phenomenon. *Respir. Physiol.* 19: 271–278.
- Stahl, W. R. (1965) Organ weights in primates and other mammals. *Science* 150:1039–1042.
- Stahl, W. R. (1967) Scaling of respiratory variables in mammals. *J. Appl. Physiol.* 22:453–460.
- Starling, E. H. (1896) On the absorption of fluids from the connective tissue spaces. *J. Physiol., Lond.* 19:312–326.
- Studier, E. H., and Howell, D. J. (1969) Heart rate of female big brown bats in flight. *J. Mammal.* 50:842–845.
- Tazawa, H., Mochizuki, M., and Piiper, J. (1979) Respiratory gas transport by the incompletely separated double circulation in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Respir. Physiol.* 36:77–95.
- Thomsen, E. (1938) Ueber den Kreislauf im Flügel der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung der akzes-sorischen pulsierenden Organe. *Z. Morphol. Oekol. Tiere* 34:416–438.
- Thorson, T. B. (1958) Measurement of the fluid compartments of four species of marine Chondrichthyes. *Physiol. Zool.* 31:16–23.
- Thorson, T. B. (1959) Partitioning of body water in sea lamprey. *Science* 130:99–100.
- Thorson, T. B. (1961) The partitioning of body water in Osteichthyes: Phylogenetic and ecological implications in aquatic vertebrates. *Biol. Bull.* 120:238–254.
- Thorson, T. B. (1964) The partitioning of body water in Amphibia. *Physiol. Zool.* 37:395–399.
- Thorson, T. B. (1968) Body fluid partitioning in Reptilia. *Copeia* 1968 (3):592–601.
- Van Citters, R. L., Kemper, W. S., and Franklin, D. L. (1968) Blood flow and pressure in the giraffe carotid artery. *Comp. Biochem. Physiol.* 24:1035–1042.
- Vogel, S. (1994) *Life in Moving Fluids*, 2nd ed. Princeton: Princeton University Press. 467 pp.
- Wells, M. J. (1979) The heartbeat of *Octopus vulgaris*. *J. Exp. Biol.* 78:87–104.
- White, F. N. (1956) Circulation in the reptilian heart (*Caiman sclerops*). *Anat. Rec.* 125:417–431.
- Wigglesworth, V. B. (1972) *The Principles of Insect Physiology*, 7th ed. London: Chapman & Hall. 827 pp.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- Altman, P. L., and Dittmer, D. S. (eds.) (1971) *Biological Handbooks: Respiration and Circulation*. Bethesda: Federation of American Societies for Experimental Biology. 930 pp.
- American Society of Zoologists, Symposium. (1987) Cardiovascular adaptation in reptiles. *Amer. Zool.* 17:3–131.
- Berne, R. M., and Levy, M. N. (1981) *Cardiovascular Physiology*, 4th ed. St. Louis: Mosby. 286 pp.
- Butler, P. J. (ed.) (1982) Control and co-ordination of respiration and circulation. *J. Exp. Biol.* 100:1–319.
- Caro, C. G., Pedley, T. J., Schroter, R. C., and Seed, W. A. (1978) *The Mechanics of Circulation*. Oxford: Oxford University Press. 540 pp.
- Folkow, B., and Neil, E. (1971) *Circulation*. New York: Oxford University Press. 593 pp.
- Goerke, J., and Mines, A. H. (1988) *Cardiovascular Physiology*. New York: Raven Press. 232 pp.
- MacFarlane, R. G. (ed.) (1970) *The Haemostatic Mechanism in Man and Other Animals*. Symposium of the Zoological Society of London, No. 27. London: Academic Press. 248 pp.
- Martin, A. W. (1974) Circulation in invertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 36:171–186.
- Milnor, W. R. (1990) *Cardiovascular Physiology*. New York: Oxford University Press. 501 pp.
- Nadel, E. R. (1980) Circulatory and thermal regulations during exercise. *Fed. Proc.* 39:1491–1497.
- Ogsten, D. (1983) *The Physiology of Hemostasis*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 378 pp.
- Satchell, G. H. (1971) *Circulation in Fishes*. New York: Cambridge University Press. 132 pp.

Taylor, M. G. (1973) Hemodynamics. *Annu. Rev. Physiol.* 35: 87–116.

Vogel, S. (1993) *Vital Circuits: on Pumps, Pipes and the Workings of Circulatory Systems*. New York: Oxford University Press. 315 pp.

White, F. N. (1976) Circulation. In *Biology of the Reptilia*, vol. 5 (C. Gans, ed.), pp. 275–334. New York: Academic Press.

PARTE DOIS

ALIMENTO E ENERGIA

Os animais necessitam de alimento (1) para prover a energia necessária para permanecerem vivos e manterem os processos físicos, para a contração muscular e muitos outros processos, (2) como matéria-prima para formar e manter o mecanismo celular e metabólico e (3) para crescimento e reprodução.

As plantas utilizam a energia solar e o dióxido de carbono da atmosfera para sintetizarem açúcares e, indiretamente, todos os compostos complicados que constituem uma planta.

Todos os animais utilizam compostos químicos para fornecer energia e materiais estruturais. Eles devem obtê-los diretamente dos vegetais ou de outras substâncias orgânicas. Portanto, os compostos orgânicos de que os animais necessitam são, em última análise, derivados das plantas e indiretamente, da luz solar.

Há exceções para esta dependência universal da luz solar. Em alguns locais no fundo do mar, onde não há penetração de luz, existem ricas comunidades animais que se utilizam das características químicas peculiares da água aquecida por processos geotérmicos.

Há três aspectos principais no tema

alimento: *captura de alimentos, digestão e nutrição*.

Primeiro será tratada a *captura* de alimentos, que se refere à aquisição e ingestão do alimento. Quase todos os alimentos, de origem vegetal ou animal, consistem de compostos altamente complexos que não podem ser usados sem que sejam antes degradados em compostos mais simples. Estes processos são referidos como *digestão*.

Uma variedade de compostos orgânicos podem prover energia, mas, além disso, os animais têm necessidades específicas por compostos que não conseguem sintetizar, tais como aminoácidos e vitaminas. A necessidade de alimento para prover energia e a necessidade de compostos alimentares específicos pertencem ao assunto *nutrição*.

Inicialmente, serão discutidos os alimentos e a sua ingestão, depois serão abordados os processos digestivos que tornam os compostos alimentares disponíveis ao organismo e, em seguida, serão mencionadas brevemente algumas necessidades nutricionais específicas. Finalmente, será discutido como os organismos conseguem se defender por meio da produção de substâncias tóxicas que os tornam não-comestíveis a muitos animais.

Tabela 4.1 Métodos utilizados por diversos animais para obter alimento, classificados pela característica do alimento.

Tipo de alimento	Método de alimentação	Animais que utilizam o método
Pequenas partículas	Formação de vacúolos digestivos Uso de cílios Formação de armadilhas mucosas Uso de tentáculos Uso de cerdas, filtração	Amebas, radiolários Ciliados, esponjas, bivalves, girinos Gastrópodos, tunicados Pepinos-do-mar Pequenos crustáceos (p. ex., <i>Daphnia</i>), aren- baleias, flamingos, procelárias
que, Grandes partículas ou massas	Ingestão de massas inativas Raspagem, mastigação, perfuração Captura e deglutição da presa	Animais que se alimentam de detritos, minhocas Ouriços-do-mar, caracóis, insetos, vertebrados Celenterados, peixes, cobras, aves, morcegos
Fluidos ou tecidos moles	Sucção da seiva de plantas, néctar Ingestão de sangue Sucção de leite ou secreção seme- lhante ao leite Digestão externa Tomada através da superfície cor- pórea	Pulgões, abelhas, beija-flores Sanguessugas, carrapatos, insetos, morcegos vampiros Jovens mamíferos, filhotes de aves Aranhas Parasitas, tênias
Matéria orgânica dissolvida	Tomada de solutos diluídos	Invertebrados aquáticos
Suprimento simbiótico de nutrientes	Ação de algas simbióticas intrace- lulares	Paramécios, esponjas, corais, hidras, platel- mintos, moluscos

CAPTURA DE ALIMENTOS

O alimento é obtido por meio de uma diversidade de métodos mecânicos, que determinam a natureza do alimento que um dado animal pode obter e utilizar. Os principais mecanismos de ingestão de alimento e exemplos de animais que usam os diferentes métodos para obtê-lo estão relacionados na tabela 4.1.

Pequenas partículas

Algas e bactérias microscópicas podem ser capturadas diretamente por uma célula (p. ex., nos vacúolos digestivos de uma ameba). Uma variedade de organismos, mesmo alguns grandes, capturam organismos microscópicos com o auxílio de cílios. Alguns animais, notadamente tunicados e alguns gastrópodos, utilizam um filme mucoso que captura diminutas partículas suspensas; este filme é então ingerido e os organismos nele contidos digeridos.

A captura tentacular de alimentos é utilizada pelos pepinos-do-mar, que vivem entocados na lama com seus tentáculos acima da superfície desta. Os tentáculos envolvem finas partículas e a intervalos são recolhidos para

dentro da boca do animal, onde a substância digerível é removida.

Vários mecanismos de filtração são comuns numa ampla variedade de pequenos crustáceos planctônicos, tais como copépodes e anfípodes, esponjas e bivalves. Alguns poucos vertebrados, dos peixes aos mamíferos, também utilizam a filtração para obter alimento, mas seus filtros normalmente retêm organismos maiores do que o alimento microscópico comumente utilizado pelos invertebrados. Um pouco de observação revela que mesmo as aranhas são animais filtradores; seus filtros são familiares a todos: as teias de aranha.

Muitos peixes pelágicos são comedores de plâncton. O arenque e a cavalinha possuem estruturas branquiais que funcionam como uma peneira que captura plâncton, predominantemente pequenos crustáceos. Alguns dos maiores tubarões, os tubarões assoalhadores e os tubarões baleia, alimentam-se exclusivamente de plâncton, que é filtrado da água que entra na boca e flui sobre as brânquias. Estima-se que um grande tubarão assoalhador, em uma hora, filtra o plâncton de 2.000 toneladas de água (Matthews e Parker, 1950).

Alguns pássaros marinhos também se alimentam de plâncton. Uma das procelárias, o pássaro baleia ou prion,

tem uma série de lamelas que se estendem ao longo da margem do bico superior. Ele alimenta-se por meio da filtração de crustáceos da superfície da água de uma forma semelhante àquela que as baleias fazem numa escala muito maior. O flamingo é também um comedor de plâncton e utiliza seu bico para filtrar pequenos organismos aquáticos.

As baleias são completamente especializadas na alimentação de plâncton. As estruturas filtradoras consistem de uma série de placas córneas anexadas à maxila superior e pendentes bilateralmente. Quando a baleia nada, a água flui sobre e entre as placas e o plâncton é capturado nas extremidades muito finas das placas. Entre as baleias que comem plâncton, inclui-se o maior animal vivo, a baleia azul, que pode alcançar um peso de mais de 100 toneladas. É interessante notar que as maiores baleias e os maiores tubarões são animais que se alimentam de plâncton ao invés de carne e, portanto, evitam quaisquer ligações extras na cadeia alimentar.

Grandes massas alimentares

Métodos para lidar com grandes partículas ou massas de alimento incluem uma imensa variedade de mecanismos e estruturas. Alguns animais ingerem o meio no qual vivem e digerem a matéria orgânica que este contém, seja pequenos organismos vivos ou matéria orgânica morta. Tais animais frequentemente passam grandes quantidades de matéria relativamente inerte ao longo de seus tratos digestivos e utilizam qualquer matéria orgânica que ela possa conter.

Muitos animais utilizam métodos mecânicos, tais como a mastigação e raspagem, para obter seu alimento, que é frequentemente de origem vegetal. Entre esses animais inclui-se uma variedade tão grande que os relacionar não teria sentido. Apenas é necessário pensar no grande número de insetos e outros invertebrados, assim como muitos vertebrados, que são herbívoros. Alguns carnívoros também se incluem neste grupo. Eles capturam a presa e a rasgam, cortam-na ou a mastigam antes de engolir.

Alguns carnívoros capturam e engolem sua presa inteira. Relativamente poucos invertebrados se alimentam dessa forma, mas muitos vertebrados o fazem, incluindo representantes de todas as classes: peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos.

A boca e a cavidade bucal podem ter vários tipos de mandíbulas ou dentes que servem na quebra mecânica do alimento em partículas menores (*mastigação*), tornando-o mais acessível às enzimas digestivas.

Em alguns animais, a quebra mecânica do alimento ocorre num compartimento especial com paredes musculares espessas, a *moela*, onde ocorre uma ação de trituração. A minhoca, por exemplo, tem uma moela para *trituração*. A ave que não tem dentes, também tem uma moela e frequentemente engole pequenas pedras que ajudam na trituração do alimento. Isso é particularmente importante numa ave que come sementes, pois seu alimento é duro e, na ausência da trituração, levaria muito tempo para amolecer no trato digestivo. A moela pode ser precedida por uma câmara de armazenagem simples, um *papo*, no qual o umedecimento ou amolecimento se inicia, mas sem qualquer ação importante de trituração.

Na porção inicial do trato digestivo normalmente há um compartimento especial maior, um *estômago*, que serve como um órgão de armazenagem no qual a ação digestiva também ocorre. Em todos os vertebrados, com poucas exceções, o estômago tem um papel importante na digestão de proteínas e a enzima presente mais importante é a pepsina, que tem melhor ação numa solução altamente ácida. O estômago de um vertebrado também contém células especiais que secretam ácido (ácido clorídrico).

O estômago é seguido de um tubo oco, o *intestino*, no qual a digestão prossegue, sendo este especialmente importante para a absorção dos produtos da digestão. Estes produtos são principalmente açúcares simples, glicerol e ácidos graxos e aminoácidos. O comprimento do intestino varia muito e pode normalmente ser subdividido em diversas partes. A parte posterior é de pouca importância na digestão e serve principalmente na absorção. Periodicamente o material remanescente é expelido na forma de fezes através do ânus.

Líquidos

Muitos líquidos têm valor como alimento. Os animais que se alimentam de líquidos são com frequência altamente especializados e adaptados às suas fontes de alimento e, em alguns casos, há um mútuo benefício, ao animal que se alimenta e ao provedor. Por exemplo, os insetos obtêm o néctar das flores e, em troca, fazem a

a polinização, movendo-se de uma flor para outra. Em muitos casos, os insetos de alimentação líquida são parasitas; um exemplo é o pulgão, que suga a seiva da planta, e animais como sanguessugas, mosquitos e carrapatos que sugam o sangue de outros animais.

Todos os mamíferos no início da vida alimentam-se de fluido quando, durante um período, vivem exclusivamente do leite materno. É bem menos conhecido, todavia, que algumas aves alimentam seus filhotes com uma secreção semelhante ao leite. No pombo esta secreção é formada no papo; é conhecida como *leite do papo* e é regurgitada para alimentar os filhotes. Curiosamente, a formação do leite do papo é estimulada pelo mesmo hormônio, a prolactina, que em nós mamíferos estimula as glândulas mamárias a produzir leite. A vantagem biológica de alimentar o filhote dessa forma é permitir aos genitores que sejam oportunistas em suas próprias alimentações, livrando-os da necessidade de procurar tipos especiais de alimento (p. ex., insetos) para o filhote. Tal condição também defende a cria contra oscilações e escassez no suprimento de alimento.

Essa vantagem é particularmente surpreendente no pingüim imperador, que consegue alimentar seu filhote com “leite” secretado pelo esôfago (Prévost e Vilter, 1962). Este pingüim se reproduz no solstício de inverno. Quando o inverno antártico se aproxima, em março, as aves deixam o mar e caminham sobre o gelo para os viveiros, onde as fêmeas deixam um único ovo com o seu companheiro para ser incubado durante 2 meses, enquanto ele permanece no gelo, no frio e escuro do inverno. Nesse meio tempo, a fêmea retorna ao mar para se alimentar e volta mais tarde para o companheiro em jejum para alimentar o filhote. Se ela demorar, contudo, o macho ainda em jejum começa a alimentar com “leite” o filhote, que sobrevive e pode até ganhar peso. Em termos de conteúdo de proteína e gordura, o leite do pombo e do pingüim (Tab. 4.2) é semelhante ao leite de mamíferos (apesar de o leite de muitos mamíferos ter um conteúdo muito maior de carboidrato). Observe que os números nesta tabela se referem a porcentagens na matéria seca.

A composição do leite de mamíferos varia muito. O conteúdo de proteína está relacionado ao fato de o crescimento do filhote ser lento ou rápido, podendo variar de aproximadamente 1% no leite humano para mais de 15% no leite do coelho. O conteúdo de gordura

Tabela 4.2 Composição do “leite” de pombos e pingüins imperadores, como porcentagem do total de matéria seca. A composição do leite de coelho é dada para efeito de comparação (Prévost e Vilter, 1962).

Componente	Pombo	Pingüim	Coelho
Proteína	57,4	59,3	50,6
Lípido	34,2	28,3	34,3
Carboidrato	0,0	7,8	6,4
Minerais	6,5	4,6	8,4
Total	98,1	100,0	99,7

pode variar ainda mais, de uma fração de 1% na jumenta para mais de 50% em muitas focas e baleias (ver Tabela 8.19, p. 350).

O alto teor de gordura do leite de foca permite uma transferência rápida de nutrientes ao recém nascido. Parece que o recorde foi quebrado pela foca *Cystophora cristata*. O seu período de lactação dura apenas quatro dias, mas neste curto período, o peso do filhote chega a dobrar, ele aumenta de uma média de 22 kg no momento do nascimento até 42,6 kg no desmame (Bowen e col., 1985). Por outro lado, o ser humano recém-nascido demora cerca de 120 dias para que seu peso seja dobrado.

O conteúdo de carboidrato pode ser nulo ou maior que 7%, como no leite de cavalo. Parece que o conteúdo de carboidrato no leite jamais excede cerca de 7% de açúcar ou lactose. Por que isso acontece? Seria simples aumentar a quantidade desse composto, facilmente digerido e metabolizado. O limite parece ter uma explicação osmótica. Uma concentração de lactose muito maior que 7% daria ao leite uma concentração osmótica maior que a do plasma sanguíneo, o que parece ser incompatível com os processos secretórios nas glândulas mamárias (Schmidt-Nielsen, 1986).

As aranhas constituem um caso especial de alimentação líquida. A presa de uma aranha é frequentemente, tão grande ou maior que seu próprio corpo, sendo normalmente coberta com quitina rígida que não se rompe facilmente. As aranhas resolveram o problema de obter alimento de suas presas, os insetos, perfurando-as com suas mandíbulas ocas e despejando no interior do corpo desses animais sucos digestivos que liqüefazem os tecidos. Em seguida, a aranha suga a presa até esvaziá-la.

Alguns parasitas (p. ex., tênias) vivem em meios altamente nutritivos e seus tratos digestivos desaparecem por completo. Como seus hospedeiros provêm o sistema digestivo, os parasitas não apresentam trato digestivo nem enzimas digestivas. Estas, no entanto, são necessárias para que o alimento possa ser absorvido. Todos os nutrientes são, portanto, obtidos diretamente através da superfície corpórea.

Matéria orgânica dissolvida

A água do mar contém uma grande variedade de compostos orgânicos dissolvidos, mas em concentrações extremamente baixas. No começo do século XX, o biólogo alemão Pütter sugeriu que a matéria orgânica dissolvida no mar poderia ser tomada e utilizada diretamente pelos animais aquáticos. Pütter até sugeriu que tal matéria orgânica dissolvida era mais importante que o plâncton, pois os organismos do plâncton ficam tão espalhados na água que freqüentemente a captura destes não é possível (Jørgensen, 1976). Outros investigadores não conseguiram apresentar uma evidência convincente de tal tomada e argumentaram contra o conceito de Pütter.

A questão permaneceu controversa até a introdução de radioisótopos para marcar compostos orgânicos. Foi então possível acompanhar os movimentos de quantidades reduzidas de compostos orgânicos e demonstrar claramente que muitos invertebrados aquáticos realmente conseguem absorver glicose, aminoácidos e outros compostos orgânicos a partir de soluções extremamente diluídas da água do mar (Wright e Manahan, 1989).

Não é difícil mostrar que uma substância marcada tenha sido captada, mas ela não tem importância para o animal a menos que a quantidade captada exceda a que o organismo perde no mesmo período. Outra dificuldade é que as bactérias poderiam ter um papel na absorção de solutos orgânicos, sendo posteriormente ingeridas pelos animais. As bactérias conseguem efetivamente remover glicose ou acetatos de soluções que contêm somente de 1 a 10 μg por litro (Wright e Hobbie, 1966).

Recentemente, pesquisadores obtiveram sucesso na eliminação do papel das bactérias e, utilizando técnicas bastante apuradas, mostraram que a captação freqüentemente excede em muito a perda. Agora é incontestável que muitos organismos marinhos de corpo mole, bivalves, poliquetos, celenterados, equinodermos e ou-

tros, obtêm uma captação favorável a partir da água do mar. Isso, por sua vez, indica que o processo é importante sob condições naturais (Manahan e col., 1982).

Num estudo que envolveu 21 espécies de sete diferentes filos de invertebrados marinhos, todos os animais, exceto os artrópodos, apresentaram taxas de influxo de aminoácidos livres dependentes da concentração na água, enquanto a perda foi a taxas constantes baixas. Portanto, deve sempre haver uma certa concentração na qual a obtenção e a perda são iguais e esta concentração foi, em todos os casos, inferior à concentração na água natural testada. Isso significa que um ganho líquido deve ser sempre possível e a estimativa foi que todos os animais testados, exceto os artrópodos, comumente mantêm 3 a 10%, ou mais, de seu metabolismo dessa forma (Ferguson, 1982).

Ainda é incerto se todos os invertebrados aquáticos dependem primordialmente da captação de matéria orgânica dissolvida, mas, sem dúvida, parece que muitos se beneficiam desse tipo de captação.

Suprimento simbiótico de nutrientes

Alguns animais invertebrados contêm no interior de suas células algas simbióticas. Estas algas são importantes no suprimento de nutrientes para o hospedeiro, propiciando um caminho mais curto entre a fotossíntese e o animal do que seria possível de qualquer outra forma. As algas, por sua vez, utilizam amônia liberada pelo animal hospedeiro para a síntese protéica. Essa relação simbiótica entre animais e vegetais ocorre nos protozoários, esponjas, corais, hidras, platelmintos e crustáceos.

Nesse tipo de relacionamento, o animal obtém compostos orgânicos (principalmente carboidratos) das células vivas do vegetal e não da destruição e digestão das células deste. A esse respeito, o suprimento simbiótico de nutrientes difere, em princípio, de todos os métodos de alimentação discutidos anteriormente, que sempre envolvem a destruição de parte ou de todo o organismo que fornece o alimento.

A importância da simbiose foi demonstrada nas hidras pela comparação de animais que transportam algas (hidras verdes) com aqueles que não as possuem. A presença de algas simbióticas prolonga enormemente a sobrevivência de hidras, em condições de privação de alimentos. Se uma quantidade limitada de alimento for

Tabela 4.3 Liberação de carboidrato das algas simbióticas para o animal hospedeiro (Smith e cols., 1969).

Tipo de alga	Filo do hospedeiro	Espécies de hospedeiro	Carboidrato liberado para o hospedeiro
<i>Zoochlorellae</i>	Protozoa	<i>Paramecium bursaria</i>	Maltose
	Poríferos	<i>Spongilia lacustris</i>	Glicose
	Celenterados	<i>Chlorohydra viridissima</i> (selvagem)	Maltose
		<i>Chlorohydra viridissima</i> (mutante)	Glicose
	Platelmintos	<i>Convoluta roscoffensis</i>	Desconhecido
	Moluscos	<i>Placobranchus ianthobapsus</i>	Desconhecido
		<i>Tridacna crispata</i>	
<i>Zooxanthellae</i>	Celenterados	<i>Pocillopora damicornis</i>	Glicerol
		<i>Anthopleura elegantissima</i>	Glicerol
		<i>Zoanthus confertus</i>	Glicerol
		<i>Fungia scutaria</i>	Glicerol
	Moluscos	<i>Tridacna crocea</i>	Glicerol

forneçada, as hidras verdes crescerão mais rapidamente que as pálidas, mostrando novamente que as algas verdes contribuem com matéria orgânica. O consumo de oxigênio das hidras verdes é menor na claridade que no escuro e menor que em animais que não possuem algas simbióticas (Muscatine e Lenhoff, 1965; Pardy e Dieckmann, 1975).

Dois tipos principais de algas são encontradas em animais hospedeiros: algas verdes (*Zoochlorellae*) ou algas pardas (*Zooxanthellae*) (Tab. 4.3). Se forem incluídos no termo carboidrato não somente açúcares, mas também derivados, tais como alcoóis de açúcares e glicerol, pode-se dizer que a maior parte do material transferido é de natureza glicídica. O carboidrato solúvel liberado para o animal hospedeiro é invariavelmente diferente do principal carboidrato intracelular das algas. As *Zoochlorellae*, por exemplo, sintetizam e retêm sacarose em suas células, mas excretam maltose ou glicose para o animal hospedeiro.

A quantidade de matéria orgânica obtida numa relação simbiótica é substancial. As algas numa hidra verde liberam mais de 45 a 50% do carbono fixado na fotossíntese ao seu hospedeiro. As algas isoladas liberam carboidrato ao meio, principalmente maltose, e a

quantidade depende do pH da solução. A um pH de 4,5, essas algas liberam 85% de seu carbono fotossintetizado, mas em meio alcalino a liberação declina, atingindo uma baixa porcentagem. Isso abre a possibilidade de que o animal hospedeiro possa ser capaz de controlar a quantidade de carboidrato liberado pelas algas pelo ajuste de seu pH intracelular.

Quando as *Zooxanthellae* são isoladas de seu hospedeiro e incubadas em água do mar, liberam um pouco de carboidrato, mas a quantidade aumenta se o tecido homogeneizado do hospedeiro for adicionado. No caso das *Zooxanthellae* de *Tridacna* (o bivalve gigante) um aumento de 16 vezes na liberação de carboidrato foi obtido na presença de homogeneizado do hospedeiro. Contudo, esse não é um fenômeno universal; as *Zoochlorellae* de uma hidra não são afetadas pelos homogeneizados de seu animal hospedeiro (Smith e col., 1969).

Alimento obtido a partir do interior da terra

Em 1977, os biólogos que estudam o fundo do mar descobriram densas populações de animais peculiares, inteiramente novos à ciência, em diversos lugares do fundo do oceano. O fato mais surpreendente é que estes animais são completamente independentes das usuais

cadeias alimentares baseadas na fotossíntese. Eles existem em locais de atividade vulcânica submarina onde as placas rígidas da crosta terrestre se separam. O solo do mar nessas áreas é marcado por fendas onde uma fina camada rochosa é aquecida a altas temperaturas pelo magma quente subjacente. Quando a água infiltra-se na rocha, ela é aquecida e emerge novamente como fontes termais, ou *aberturas hidrotérmicas*. Em algumas destas, a temperatura da água é apenas poucos graus mais alta que a água circundante, que está aproximadamente a $+2^{\circ}\text{C}$. Em outras, a água é aquecida a 350°C , mas não ferve por causa da alta pressão, que a uma profundidade de 2.500 m é de aproximadamente 250 atm (25.000 kPa).

Essas aberturas são circundadas por ricas comunidades de mexilhões, outros bivalves, lapas, caranguejos, pogonóforos e celenterados. Alguns dos animais atingem tamanhos enormes; os moluscos podem ter 30 cm e os pogonóforos mais de 2 m de comprimento. A maioria desses animais é rara, anteriormente desconhecidos da ciência.

Outras comunidades foram descobertas a grandes profundezas perto da costa japonesa, no espinhaço do Atlântico Médio e no Golfo do México. Nestes locais, foram descobertas mais de 300 espécies de invertebrados. Quase todos são endêmicos das aberturas térmicas e eram anteriormente desconhecidos; a fim de classificá-los, estabeleceu-se 3 novas ordens e 22 novas famílias (Tunnicliffe, 1992).

Como é possível sustentar uma rica vida animal na escuridão total a uma profundidade de vários milhares de metros? A luz não penetra a esta profundidade e nenhuma planta verde consegue lá crescer. Somente quantidades mínimas da matéria orgânica, que precipita das camadas superficiais, alcançam tais profundidades. Em qualquer outro lugar do fundo do oceano a vida animal é muito pobre e a temperatura mais alta da água nas aberturas hidrotérmicas não pode, por si só, fazer os animais crescerem e se desenvolverem. Os animais necessitam de alimento; de onde ele vem? A resposta não é apenas interessante, ela é de fundamental importância à fisiologia animal.

A água das aberturas hidrotérmicas contém uma variedade de minerais dissolvidos e altas concentrações de sulfeto de hidrogênio (H_2S). No local onde esta água se mistura com a água do oceano, rica em oxigênio, há uma enorme produção de bactérias que obtêm energia

química da oxidação do sulfeto de hidrogênio (Karl e col., 1980). Animais filtradores, tais como mexilhões e vôngoles, desenvolvem-se por meio da filtração dessas bactérias e os caranguejos parecem ser predadores, alimentando-se de outros animais. Assim, a cadeia alimentar começa com as bactérias e está baseada na energia química (oxidação de H_2S) e não na luz solar.

É possível estimar a idade de alguns desses animais e, portanto, suas taxas de crescimento, pelo exame da proporção de radioisótopos encontrados em suas conchas. Estimou-se que um dos grandes vôngoles cresce a uma taxa anual de 4 cm e deposita 20 g de carbonato de cálcio na concha em um ano. A idade estimada de uma concha de 22 cm de comprimento é de 6,5 anos (Turekian e col., 1979). Comparado com outros animais do fundo do mar, esse é um grau de crescimento surpreendente. Por exemplo, um vôngole do fundo do Oceano Atlântico, *Tindaria callistiformis*, chega a um comprimento total de 0,84 cm quando adulto e leva 100 anos para ficar deste tamanho (Turekian e col., 1975). Evidentemente, os animais que vivem nas fendas não apenas ocorrem em populações densas, mas também crescem a taxas extraordinariamente rápidas. A taxa de crescimento do pogonóforo *Riftia pachyptila*, medida como um aumento do comprimento por unidade de tempo, é mais rápida do que aquela documentada nos animais que vivem nas fendas e, na realidade, do que em qualquer outro invertebrado marinho (Lutz e col., 1994).

É fácil compreender que animais filtradores ingerem bactérias e que caranguejos vivem de detritos. Mas como vivem os grandes pogonóforos, pois não possuem nem boca nem trato intestinal para se beneficiar de um rico suprimento alimentar?

Os pogonóforos das fendas de Galápagos atingem um tamanho gigante: 2 ou 3 cm de diâmetro e mais de 2 m de comprimento. É razoável perguntar como estes vermes são capazes de lá viver e a resposta é interessante. Órgãos grandes, conhecidos como *trofosomas*, preenchem a maior parte do celoma e praticamente contêm massas sólidas de bactérias simbióticas. Evidentemente, estas bactérias fornecem ao hospedeiro a energia obtida pela oxidação de H_2S .

A evidência mais nítida para tal conclusão advém de testes das enzimas presentes no trofosoma. Dois grupos de enzimas são encontrados em alta concentração. Um grupo está envolvido no metabolismo do enxofre e

na formação de trifosfato de adenosina (ATP) a partir da energia química da oxidação de H_2S . Esta via pode fornecer energia química para os pogonóforos, mas não os compostos de carbono necessários para o crescimento.

Esses compostos de carbono são fornecidos pelo outro grupo de enzimas, com funções idênticas às aquelas de duas enzimas-chave do chamado ciclo de Calvin-Benson (o grupo de enzimas que torna possível, nas plantas verdes, a fixação fotossintética de CO_2 , que é a base da vida de toda planta verde). Com o auxílio destas enzimas, o trofosoma pode usar dióxido de carbono inorgânico para sintetizar compostos orgânicos, exatamente como as plantas verdes utilizam o dióxido de carbono da atmosfera. A diferença é que a energia para a fotossíntese vem dos quanta de luz e a energia para a fixação de CO_2 nos trofosomas é proveniente do ATP bacteriano (Cavanaugh e col., 1981; Felbeck, 1981).

Em resumo, a rica vida animal nas comunidades das fendas do fundo do mar depende, não das cadeias alimentares usuais baseadas nas plantas fotossintéticas, mas da energia derivada da oxidação do sulfeto de hidrogênio. Os compostos orgânicos são obtidos pela fixação de CO_2 realizada, não com o auxílio da luz solar, mas com a energia química da oxidação de sulfeto. Portanto, pode parecer que as comunidades que vivem nas fendas são independentes da luz solar e dependem totalmente da química do interior da terra. Isto não é verdade, contudo, porque a oxidação do sulfeto usa o oxigênio atmosférico produzido pelas plantas fotossintéticas e, portanto, depende, em última análise, da energia solar.

Existem muitos outros problemas interessantes associados à fisiologia incomum dos animais que vivem nas fendas. Os grandes pogonóforos, *Riftia*, possuem sangue e líquido celômico que contêm hemoglobina. Apesar de estes animais dependerem do sulfeto de hidrogênio, o sulfeto é uma ameaça à respiração aeróbica em razão de sua capacidade de inibir a ligação reversível do oxigênio com a hemoglobina e de inibir a atividade da citocromo-*c*-oxidase. Entretanto, oxigênio e sulfeto de hidrogênio devem alcançar o trofosoma e ambos são transportados pelo sangue. O sulfeto de hidrogênio está realmente ligado à hemoglobina, mas nos pogonóforos, o sítio de ligação não é o do oxigênio na molécula de hemoglobina (Arp e col., 1987).

A capacidade de oxigênio sangüínea é elevada: 8,4 ml de O_2 por 100 ml de sangue, aproximadamente a meta-

de do valor encontrado em mamíferos. Ambos, sangue e fluido celômico, têm altas afinidades pelo oxigênio; a $3^\circ C$ a P_{50} no sangue é 1,2 mmHg e no fluido celômico 0,7 mmHg. A maior afinidade no fluido celômico torna o sistema adequado para o transporte de oxigênio para os tecidos (Arp e Childress, 1981a).

Alguns dos outros animais das comunidades das fendas termais têm características fisiológicas muito interessantes. Os caranguejos (*Bythograea*) que habitam essa região têm hemocianina em seu sangue. A afinidade pelo oxigênio é ainda maior; a P_{50} é 6,6 mmHg (a $2,6^\circ C$ e a pH 7,5) e permanece inalterada em limites de temperaturas que variam de 2 a $30^\circ C$. A capacidade de oxigênio é alta para o sangue que contém hemocianina: 4,5 ml de O_2 por 100 ml de sangue. A independência da temperatura e a alta capacidade de oxigênio tornam o sangue um reservatório adequado de oxigênio, permitindo aos caranguejos predadores excursionar em águas mais quentes e deficientes em oxigênio (Arp e Childress, 1981b).

Após os oceanógrafos terem se tornado cientes das inusitadas comunidades das fendas termais, outras descobertas extraordinárias foram feitas. Certos bivalves (*Solemya reidi*), que não possuem sistema digestivo, são encontrados exclusivamente em habitats ricos em sulfeto de hidrogênio, próximos a áreas de saída de esgoto na costa da Califórnia, nos arredores de Los Angeles. Estes bivalves são capazes de absorver moléculas orgânicas dissolvidas na água do mar, mas é provável que eles sejam também nutridos pelas bactérias simbióticas existentes em suas brânquias, semelhantes aos organismos das fendas do fundo do mar (Felbeck, 1983).

No Golfo do México, em áreas onde não há atividade vulcânica, mexilhões, outros bivalves e pogonóforos são encontrados em grande número perto de vazamentos de óleo e gás. O carbono de suas dietas parece ser derivado de vazamentos de hidrocarbonetos (Brooks e col., 1987).

O mexilhão do gênero *Mytilus*, que vive nessa área, contém bactérias simbióticas metanotróficas em suas brânquias. Metano é a sua única fonte de carbono e energia para o crescimento. Na ausência deste composto, a taxa de crescimento é nula (Cary e col., 1988).

Como esses animais incomuns ocorrem em grandes profundidades no oceano, fica difícil estudar a fisiologia deles sob condições normais.



POGONÓFOROS DE PONTA VERMELHA

Estes pogonóforos (*Riftia pachyptila*) vivem na rara e densa comunidade animal que circunda as fontes no fundo do oceano, onde água quente com alto teor de enxofre emerge das fendas vulcânicas. Os vermes, com mais de 2 m de comprimento, têm uma coroa vermelho claro na qual o oxigênio é captado pelo sangue que contém hemoglobina (Cortesia de Jack Donnelly, Instituto



Oceanográfico de Woods Hole).

A coroa do pogonóforo *Riftia* serve para obter sulfeto de hidrogênio da água quente que emerge das fendas do fundo do mar. Com a ajuda de bactérias simbióticas no trofossoma, esses animais suprem suas necessidades energéticas através da oxidação do sulfeto de hidrogênio (Cortesia de John A. Baross, Universidade do Estado de Oregon).

DIGESTÃO

O alimento dos animais consiste de matéria orgânica e grande parte dele pertence a três grupos principais: proteínas, lipídios e carboidratos. Estes três tipos de compostos orgânicos dominam completamente a composição de quase todos os vegetais e animais e a maioria tem moléculas razoavelmente grandes. Mesmo os menores compostos (açúcares) têm pesos moleculares de algumas centenas; os lipídios são maiores; muitas proteí-

nas têm pesos moleculares de 100.000 a vários milhões; e o amido e celulose têm tamanho indeterminado, sendo polímeros constituídos de pequenas unidades de carboidrato.

Seja o alimento utilizado para combustível ou para desenvolvimento e manutenção, as grandes moléculas do alimento são inicialmente degradadas em unidades mais simples; estas são então absorvidas e podem ser incorporadas ou metabolizadas para fornecer energia.

A principal função da digestão é decompor as molé-

culas grandes e complexas presentes no alimento de modo a torná-las absorvíveis e disponíveis para utilização no corpo. Essa degradação é executada no trato digestivo com o auxílio de enzimas.

Digestão intracelular e extracelular

A digestão pode ser intra ou extracelular. Em um animal unicelular, ela é normalmente, por imposição, intracelular. Num protozoário, o alimento fica contido dentro do vacúolo digestivo e enzimas que auxiliam na digestão de carboidratos, lipídios e proteínas são nele secretadas. Uma digestão intracelular semelhante ocorre nas esponjas e até certo ponto nos celenterados, ctenóforos e turbelários. É encontrada também em vários animais mais complexos em conjunto com a digestão extracelular. Por exemplo, um molusco bivalve frequentemente capta partículas de alimento menores no interior das células da glândula digestiva, onde ocorre a digestão intracelular.

Alguns animais, como os celenterados, que se alimentam de grandes pedaços de alimento, têm digestão parcialmente extracelular e parcialmente intracelular. A digestão começa na cavidade digestiva; e fragmentos de alimento parcialmente digeridos são então transportados para dentro das células da parede da cavidade onde são completamente digeridos.

A digestão extracelular tem uma vantagem óbvia: permite a ingestão de grandes pedaços de alimento, enquanto a digestão intracelular é limitada a partículas pequenas o suficiente para serem captadas dentro de células individuais do organismo.

A digestão extracelular está normalmente associada a um trato digestivo bem desenvolvido que permite que as enzimas secretadas ajam sobre o alimento. O trato digestivo pode ter uma abertura, como nos celenterados, ofiuróides e platelmintos. Nestes animais, qualquer substância não digerida é expelida pela mesma abertura que serviu como boca.

Em animais mais complexos, o trato digestivo tem duas aberturas, uma boca e um ânus. Isto permite uma digestão do tipo linha de montagem. O alimento é ingerido pela boca e na sua passagem pelo trato digestivo sofre a ação de uma série de enzimas digestivas; os produtos solúveis da digestão são absorvidos e, no final, o material não digerido é expelido pelo ânus, sem interferir com a tomada de alimento. Dessa forma, a ingestão de

alimento pode continuar enquanto ocorre a digestão e a passagem de alimento pelo trato digestivo pode continuar ininterruptamente.

Todos os celenterados são carnívoros. Possuem aparelhos de captura, tentáculos, que os ajudam a agarrar e paralisar a presa. Os tentáculos têm células especializadas, *nematocistos*, que, quando em contato com a presa adequada, disparam pequeninos espinhos ocos que penetram na presa. Um veneno é injetado pela célula, através do espinho, causando a paralisia da presa. A seguir os tentáculos direcionam a presa para dentro da cavidade a fim de que seja digerida.

A boca de um platelminto (planária) leva a uma cavidade gastrovascular que é amplamente ramificada por todo o corpo. Esta cavidade, por causa de sua distribuição, não somente serve na digestão, mas ao mesmo tempo pode transportar alimento para todas as partes do corpo. A extensa ramificação também aumenta a superfície total da cavidade gastrovascular, auxiliando a absorção do alimento digerido. Nas planárias, a digestão extracelular auxilia na degradação do alimento, mas a maior parte das partículas alimentares é captada pelas células da cavidade e digerida no interior destas.

Digestão enzimática

A maioria dos compostos alimentares são moléculas muito grandes (proteínas), altamente insolúveis em água (lipídio), ou grandes e insolúveis (amido, celulose). Antes de os elementos do alimento poderem ser absorvidos e utilizados, eles devem passar para a forma solúvel e ser degradados em unidades menores.

As proteínas, amidos e celulose são polímeros formados a partir de unidades mais simples pela remoção de água; os lipídios são ésteres de ácidos graxos e glicerol, também formados pela remoção de água. A quebra destes compostos alimentares em componentes mais simples envolve a captação de água e por isso é denominada de *hidrólise*.

A hidrólise é uma reação espontânea e energia na forma de calor é liberada no processo. A hidrólise espontânea dos compostos alimentares prossegue a uma velocidade imensuravelmente baixa, mas pode ser acelerada por catalisadores. Os catalisadores produzidos pelos organismos vivos são chamados de *enzimas* e estas são essenciais para todos os processos digestivos. Quase

todos os processos metabólicos nas células são também catalisados por enzimas.

Todas as enzimas são proteínas; muitas foram isoladas na forma pura e a ação delas tem sido estudada em detalhes. Muitas enzimas têm sido denominadas de acordo com os substratos junto aos quais elas agem, com a adição da terminação *-ase*. As enzimas digestivas freqüentemente agem junto a um amplo grupo de substratos e muitas são mais conhecidas pelos nomes comuns ou triviais, apesar de possuírem nomes mais precisos de acordo com a nomenclatura internacional aceita atualmente. Como as enzimas digestivas de apenas alguns organismos são conhecidas em detalhes, a maioria delas será discutida, usando seus nomes familiares comuns, ao invés de seguir a nomenclatura técnica.

Após ser descrita pelo substrato em que age ou reação que catalisa, a medida mais importante de uma enzima é sua atividade, ou seja, a velocidade em que a reação catalisada ocorre. Muitos fatores influenciam a atividade enzimática, e se a natureza protéica da enzima for alterada, ela perderá sua atividade. Altas temperaturas, substâncias químicas fortes, outras enzimas que degradam proteínas e metais pesados que se ligam às proteínas podem inativar a atividade enzimática.

A atividade de todas as enzimas é muito influenciada pelo *pH da solução*. A maioria das enzimas apresenta atividade mais alta numa faixa estreita de pH, chamada de *pH ótimo* para a enzima em questão. Duas enzimas bem conhecidas da digestão protéica são a *pepsina*, encontrada no estômago dos vertebrados, e a *tripsina*, produzida no pâncreas desses mesmos animais. A pepsina tem um pH ótimo em soluções altamente ácidas, em torno do pH 2, e a tripsina tem seu pH ótimo em soluções levemente alcalinas, aproximadamente pH 8.

O pH ótimo para uma dada enzima não é necessariamente idêntico para todos os substratos nos quais ela age. A pepsina, por exemplo, mostra um pH ótimo de 1,5 para a digestão da albumina do ovo, 1,8 para a caseína e 2,2 para a hemoglobina. Nos limites do pH ótimo, a atividade é diminuída e a um pH muito diferente, a atividade é nula. A pepsina tem ainda alguma atividade no pH 4 e recupera atividade total se o pH for novamente ótimo. Em pH 8, contudo, a pepsina é destruída e permanentemente inativada.

A velocidade das reações enzimáticas é grandemente influenciada pela *temperatura*. Um aumento da temperatura acelera a velocidade das reações. O calor, geralmente, também inativa as enzimas; a temperaturas acima de 50°C, grande parte da ação enzimática é completamente extinta. Portanto, um aumento moderado de temperatura resulta num aumento da velocidade da reação, mas quando a temperatura aumenta mais, a destruição térmica da enzima supera a velocidade acelerada da reação. A uma dada temperatura, observa-se um máximo, mas como a destruição térmica aumenta com o tempo, verifica-se que a temperatura ótima depende da duração do experimento. Num experimento demorado, o efeito da temperatura sobre a enzima é mais prolongado e a temperatura ótima observada, portanto, será mais baixa; num experimento rápido, com a mesma enzima, a temperatura ótima será mais elevada. Portanto, a temperatura ótima não é uma característica específica de uma enzima; ela depende da duração do experimento (Fig. 4.1).

A maioria das enzimas é rapidamente inativada a temperaturas acima de 45 ou 50°C. Esta é a faixa de temperatura que, para a maioria dos organismos mais complexos, constitui o limite superior para a vida, exceto para alguns estados de repouso e certas bactérias termofílicas. Algumas enzimas, contudo, são resistentes ao calor; exemplos são a enzima proteolítica papaína, do mamão, e uma enzima semelhante do abacaxi. Estas enzimas são utilizadas como amaciantes de carne, porque a ação proteolítica continua a temperaturas de cozimento que podem atingir 70 ou 80°C, embora à temperatura de fervura sejam rapidamente inativadas.

Digestão de proteínas

As proteínas são polímeros que consistem de aminoácidos unidos por ligações peptídicas. Um aminoácido é um ácido orgânico relativamente simples que no átomo de carbono próximo ao grupo ácido (grupo carboxílico, $-\text{COOH}$) carrega um grupo amino ($-\text{NH}_2$). Uma ligação peptídica é formada pela remoção de água entre o grupo carboxílico de um aminoácido e o grupo amino de outro.

Existem aproximadamente 20 aminoácidos comuns que se encontram em várias proporções em quase todos os organismos vivos. Isso significa que quando as proteínas são hidrolisadas em aminoácidos, estes constitu-

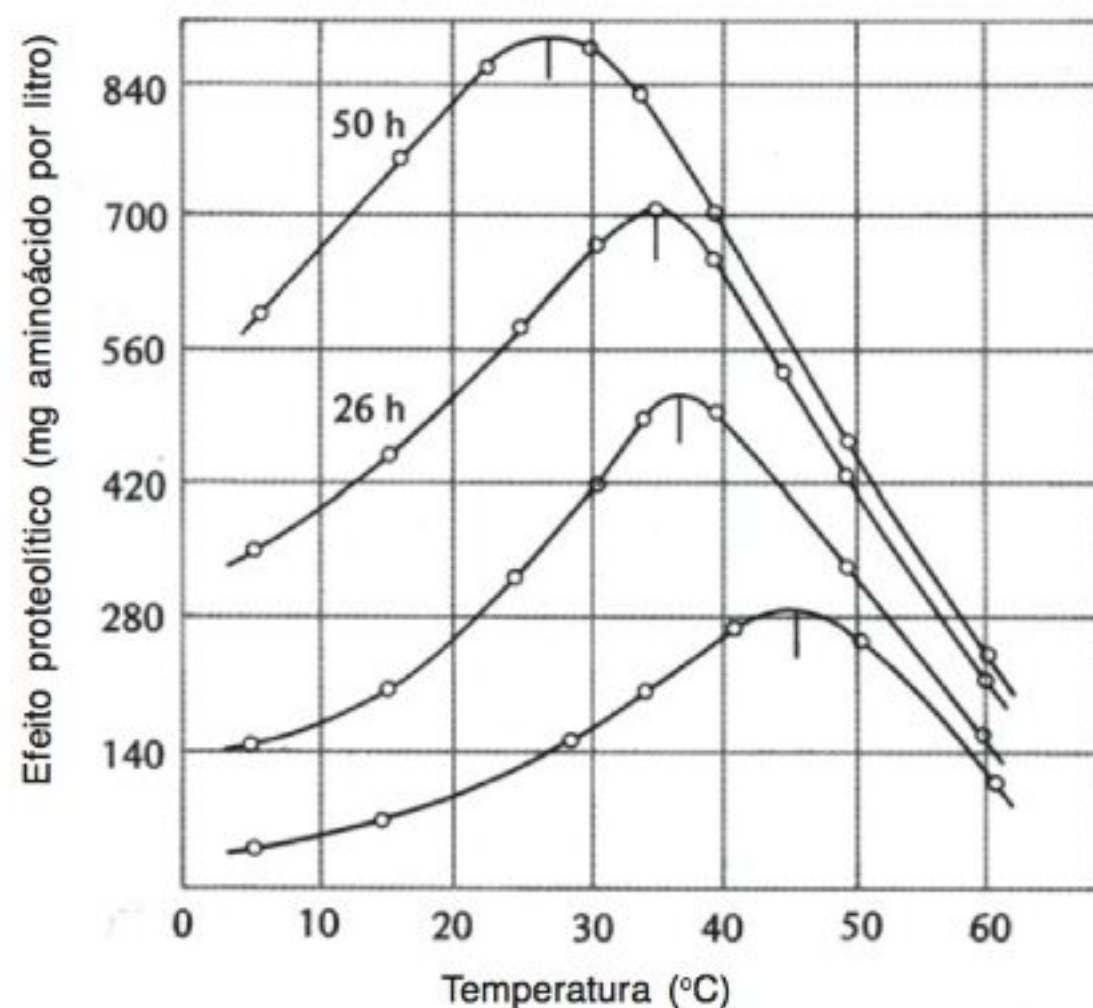


Fig. 4.1 Efeito da temperatura numa enzima proteolítica (protease) da ascidia *Halocynthia*. O efeito da enzima parece ocorrer a uma temperatura ótima, sendo menor quanto mais demorado for o experimento. Ver explicações no texto (Berrill, 1929).

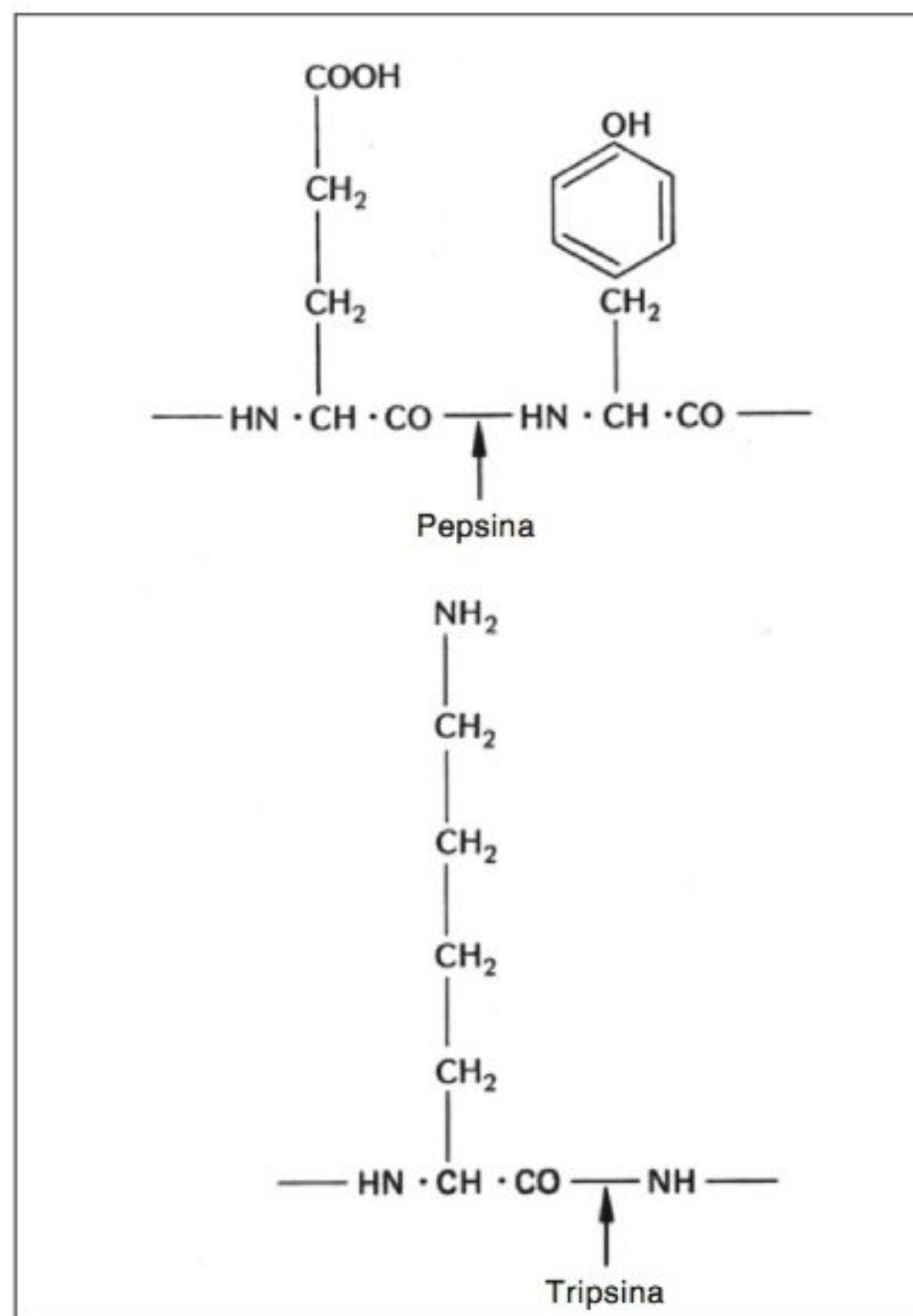


Fig. 4.2 A pepsina, enzima que digere proteína, fragmenta as ligações peptídicas entre um aminoácido dicarboxílico e um aromático. A tripsina age nas ligações peptídicas adjacentes a um aminoácido com dois grupos amino. As setas mostram pontos de ataque. Leia o texto para obter maiores detalhes.

em as unidades necessárias para a síntese de quase qualquer proteína específica.

As enzimas proteolíticas são divididas em dois grupos, de acordo com o local de ação na molécula de proteína. As *exopeptidases* hidrolisam uma ligação terminal de uma longa cadeia peptídica; as *endopeptidases* agem no interior da cadeia peptídica. As duas endopeptidases da digestão dos vertebrados mais conhecidas são a pepsina e a tripsina.

A *pepsina* é secretada pelo estômago dos vertebrados como um precursor inativo, o *pepsinogênio*. O estômago também secreta ácido clorídrico, que proporciona um pH baixo ao meio. Num meio ácido, pH abaixo de 6, o

pepsinogênio é ativado por autocatálise para formar a enzima ativa, a pepsina.

A pepsina hidrolisa especificamente as ligações peptídicas, entre um aminoácido que transporta um grupo fenil (tirosina ou fenilalanina) e um ácido dicarboxílico (ácido glutâmico ou aspártico). Portanto, a pepsina ataca somente algumas das ligações peptídicas de uma proteína grande e não outras e o resultado da digestão por esta enzima é uma série de cadeias menores, ou fragmentos, que não são mais degradados pela pepsina.

A *tripsina* é secretada pelo pâncreas na forma inativa, o *tripsinogênio*. Este é ativado no intestino pela enzima enteroquinase, que é secretada pelas glândulas

da parede intestinal. O tripsinogênio é também ativado pela tripsina ativa (isto é, o tripsinogênio é ativado mais e mais rapidamente quanto mais tripsina for formada).

A tripsina age melhor em pH levemente alcalino, entre 7 e 9. Ela hidrolisa as ligações peptídicas; adjacentes a um aminoácido básico (isto é, um aminoácido que leva dois grupos amino, lisina ou arginina) (Fig. 4.2).

Os fragmentos de proteína e cadeias peptídicas formadas pela ação da pepsina e tripsina têm sua digestão completada com o auxílio de exopeptidases, que agem apenas em ligações peptídicas terminais. A carboxipeptidase, secretada pelo pâncreas, hidrolisa ligações peptídicas terminais próximas a um grupo carboxílico livre e a aminopeptidase, secretada pelo intestino, hidrolisa as ligações peptídicas próximas a um grupo amino livre. Finalmente, as dipeptidases hidrolisam a ligação peptídica de fragmentos que consistem de somente dois aminoácidos.

Em princípio, a digestão de proteínas nos invertebrados, extra ou intracelular, ocorre como nos vertebrados, exceto pelo fato de que os invertebrados geralmente não têm enzimas, como a pepsina, que agem em solução ácida. Por outro lado, apesar de as enzimas não serem idênticas àsquelas dos vertebrados, do ponto de vista estrutural, a ação delas é semelhante.

Todavia, as enzimas semelhantes à pepsina não são uma característica exclusiva dos vertebrados. A larva da mosca comum (*Musca domestica*) secreta uma protease que é ativa numa faixa de pH entre 1,5 e 3,5, com um ótimo em 2,4. A importância dessa enzima na digestão da larva depende de um meio ácido adequado (Lambremont e col., 1959).

Digestão de gorduras

A digestão de gorduras é semelhante nos vertebrados e invertebrados. As gorduras comuns, de origem vegetal ou animal, consistem de ésteres entre uma molécula de glicerol (um álcool trivalente) e três moléculas de ácidos graxos de cadeia longa. São altamente insolúveis em água e como consequência não são facilmente hidrolisadas pelas enzimas.

O pâncreas dos vertebrados secreta uma enzima que produz a clivagem de gorduras, denominada *lipase*, mas, para que ela entre em contato com a gordura, é necessário o auxílio de um detergente. Os ácidos biliares, secretados pelo fígado, têm essa função. Com o auxílio dos

ácidos biliares e dos movimentos mecânicos do intestino as gorduras são emulsificadas e à medida que a hidrólise ocorre, os ácidos graxos resultantes (também relativamente insolúveis) são mantidos em solução com o auxílio dos sais biliares, podendo assim, ser absorvidos. O glicerol (que é um composto intermediário normal em quase todo metabolismo celular) é hidrossolúvel, e facilmente absorvido e metabolizado.

Contudo, as gorduras podem, até certo ponto, ser absorvidas pelo epitélio intestinal sem que ocorra hidrólise. As gotículas formadas, quando as gorduras são emulsificadas com o auxílio da bile, são capturadas diretamente pelas células epiteliais.

Algumas substâncias gordurosas, entre as quais as *ceras*, não são hidrolisadas por lipases comuns. As *ceras* são ésteres de uma molécula de um álcool de gordura de cadeia longa com uma molécula de um ácido graxo; se elas pudessem ser hidrolisadas, os componentes seriam metabolizados, resultando em uma alta produção de energia. O que geralmente se considera cera é a cera de abelha. Com poucas exceções conhecidas, esta cera não é digerida pelos vertebrados e, portanto, não têm valor nutritivo.*

A cera é um bom alimento?

Para o homem a cera é indigerível, porque a lipase pancreática dos vertebrados quase não tem efeito sobre as *ceras*, que são ésteres de uma molécula de um álcool de gordura de cadeia longa e uma molécula de ácido graxo. Se as *ceras* pudessem ser hidrolisadas, a cera comum de abelha seria uma excelente fonte energética com um valor calórico semelhante às gorduras comuns.

Existem poucos exemplos conhecidos de digestão de cera que têm sido considerados como curiosidades fisiológicas. Um é a larva da mariposa da cera, um parasita comum em colméias e um estorvo para os apicultores. Um outro é um pássaro, o curioso guia do mel sul-africano comedor de cera. Este pássaro é conhecido por seu hábito de guiar o homem (ou o texugo melífico selvagem) para o ninho de abelhas selvagens. Ele atrai a aten-

*A “cera” utilizada com frequência na limpeza doméstica e para a manufatura de velas é uma fração hidrocarbônica de óleo mineral bruto. Ela é quimicamente inerte e é atacada somente por certos grupos de bactéria e pelo que se sabe não é utilizada por nenhum animal.

ção pelo comportamento barulhento e, se for seguido, mostra o caminho de um ninho de abelhas. Ele espera pacientemente enquanto o ninho é saqueado, para depois desfrutar dos restos do saque. É claro que o guia do mel prefere comer cera ao invés de mel; já até aconteceu de o pássaro entrar numa capela para atacar velas de cera.

O guia do mel realmente digere cera, auxiliado por bactérias simbióticas, presentes no trato digestivo. Estas bactérias foram isoladas, crescem em cultura e seu papel essencial na digestão de cera foi demonstrado pelo fornecimento de cultura bacteriana junto com cera para pintos domésticos. Pintos normais não digerem cera, mas se esta for fornecida com microorganismos dos guias do mel, ela será digerida e metabolizada (Friedmann e col., 1957).

Apesar de as ceras serem insignificantes como alimento para animais terrestres, são extremamente importantes na cadeia alimentar de animais marinhos junto com gorduras comuns e óleos.

As ceras ocorrem numa ampla variedade de organismos marinhos: moluscos, cefalópodes, camarões, anêmonas-do-mar, corais e muitos peixes. Os principais produtores de cera parecem ser os pequenos crustáceos planctônicos, especialmente os copépodes. Em alguns deles, as ceras podem constituir mais de 70% do peso seco do animal. Os copépodes se alimentam do fitoplâncton, que não contém cera. As diatomáceas e os dinoflagelados acumulam gotículas de óleo, que são principalmente triglicerídios. Contudo, os ácidos graxos das ceras nos copépodes lembram muito os ácidos graxos característicos encontrados no fitoplâncton e é razoável concluir que esses sejam utilizados diretamente para a produção de cera pelos copépodes.

O papel das ceras na cadeia alimentar marinha é muito mais importante do que se imaginava há alguns anos, pois os crustáceos planctônicos constituem a principal etapa entre as algas microscópicas fotossintéticas e os consumidores no mar. Estima-se que devido a esta etapa, pelo menos a metade da produção fotossintética da terra é por um momento convertida em cera (Benson e col., 1972).

Os peixes predadores de copépodes (p. ex., arenque, anchovas e sardinhas) têm lipases de cera no trato digestivo (Sargent e Gatten, 1976). Os álcoois de gordura são oxidados em ácidos graxos que, então, entram em gorduras neutras comuns na forma de triglicerídios. Em

alguns outros peixes, a quantidade de lipases de cera é muito menor, o que deixa aberta a questão de até que ponto eles conseguem digerir-las.

Como as ceras são encontradas nas gorduras e óleos de tamanha variedade de animais marinhos, até mesmo em baleias, é difícil dizer se elas podem ser metabolizadas e se servem como reserva energética, ou se são meramente armazenadas, pois são ingeridas e dificilmente metabolizadas. Esta importante questão é assunto de intensos estudos realizados por biólogos marinhos.

As aves marinhas também são predadoras de animais que contêm grandes quantidades de cera. As procelárias e as alcas; são os principais predadores e alimentam seus filhotes com crustáceos planctônicos que têm um alto conteúdo de cera. Até dois terços da energia presente no alimento dado por estas aves aos seus filhotes consiste de ésteres de cera. As ceras não são excretadas com as fezes e não são depositadas na gordura armazenada do filhote. Portanto, a cera no alimento deve ser metabolizada diretamente ou convertida em triglicerídios para armazenagem.

Experiências de alimentação com palmitato de cetila marcado com ^{14}C têm demonstrado que os filhotes de procelárias e alcas conseguem digerir ésteres de cera, excretando menos de 1% do radioisótopo ingerido. Os ácidos graxos marcados foram assimilados e depositados, principalmente como triglicerídios em depósitos de gordura (Roby e col., 1986). Ainda resta verificar se as bactérias simbióticas estão envolvidas na digestão de cera nessas aves.

Contudo, a conclusão é óbvia. As aves marinhas são capazes de utilizar efetivamente a grande quantidade de ceras altamente energéticas disponíveis na cadeia alimentar marinha. É muito plausível que vários outros animais possam também utilizá-las na cadeia alimentar marinha. A cera, apesar de tudo, não é universalmente indigerível.

Digestão de carboidrato

Não existem grandes diferenças entre vertebrados e invertebrados no que se refere à digestão de carboidratos. Os açúcares simples, tais como glicose e frutose, são absorvidos sem qualquer modificação e utilizados diretamente em vias metabólicas comuns. Os dissacarídios, tais como sacarose (de origem vegetal) ou lactose (no leite), são fragmentados a monossacarídios antes de se-

rem absorvidos e poderem ser utilizados. A enzima *sacarose* é secretada no intestino, mas não está presente no mecanismo celular dos animais. Portanto, se a sacarose for injetada no corpo de vertebrados, ela será completamente excretada na urina, sem qualquer alteração.

Um grande número de vegetais armazenam amido como principal reserva energética. O amido é um polímero constituído de unidades de glicose. É relativamente insolúvel, mas é hidrolisado pela enzima *amilase* (do latim *amylum* = amido), secretada na saliva humana (e de alguns, mas não todos os outros mamíferos) e em maior quantidade pelo pâncreas.

Apesar de o amido ser relativamente insolúvel, ele é bem digerido por muitos animais. O amido é mais facilmente atacado pela amilase, especialmente se for previamente aquecido, e esta é a principal razão pela qual os homens cozinham alimentos contendo amido (batatas, pão, etc.). É bastante provável que em muitos animais que digerem o amido cru, bactérias auxiliem na sua degradação inicial, que é, então, mais facilmente atacado pela amilase.

Madeira como alimento: digestão simbiótica

O material estrutural mais importante dos vegetais é a celulose, um polímero constituído por glicose, que é extremamente insolúvel e refratário ao ataque químico. As enzimas que digerem a celulose, as *celulases*, estão ausentes nas secreções digestivas dos vertebrados e, no entanto, muitos deles dependem da celulose como principal fonte energética. A presença de celulases verdadeiras foi verificada no trato intestinal de muitos invertebrados que se alimentam de madeira e produtos vegetais similares, mas em muitos casos a digestão de celulose é realizada por *microorganismos simbióticos* que vivem no trato digestivo de seu hospedeiro.

Digestão de celulose nos invertebrados

A questão se a celulase é produzida por um animal ou por microorganismos simbióticos é frequentemente difícil de se confirmar com segurança. Alguns exemplos ilustrarão as dificuldades.

Caracóis. Há muito tempo aceita-se que o caracol de jardim, *Helix pomatia*, digere a celulose e que de fato secreta uma celulase. Contudo, um exame cuidadoso de extratos da glândula digestiva e parede intestinal do

caracol não revelou qualquer atividade celulásica, apesar de a presença da enzima ser prontamente demonstrada no conteúdo intestinal (Florkin e Lozet, 1949). Isso parece indicar um papel fundamental dos microorganismos intestinais, mas o fato de um extrato de órgãos digestivos não revelar a enzima, não exclui necessariamente a possibilidade de que o animal possa produzi-la.

Teredinídeos. Um outro organismo que tem sido aceito como capaz de digerir celulose é o teredinídeo (*Teredo*), um molusco bivalve que perfura a madeira. A celulase verdadeira foi encontrada no intestino do teredo e os extratos de intestino liberam açúcar da celulose, apesar de nenhuma bactéria ou protozoários que digerem celulose terem sido isolados do sistema digestivo (Greenfield e Lane, 1953). Entretanto, a aparente ausência de microorganismos que digerem celulose não é prova de que eles não existam no animal vivo. De fato, bactérias que digerem celulose e que também fixam nitrogênio foram isoladas em cultura (Waterbury e cols., 1983).

Camarão. O papel das bactérias na digestão da celulose foi claramente demonstrada, por exemplo, no camarão *Mysis stenolepis*. A alimentação com celulose marcada com carbono radioativo demonstrou uma rápida assimilação de ^{14}C a partir da celulose, mas esta capacidade foi perdida quando o camarão foi exposto a substâncias antimicrobianas, durante 24 horas. No entanto, a capacidade de digerir a celulose foi restaurada quando o camarão foi novamente infestado com bactérias, alimentando-se de intestinos moídos, recém-coletados de um camarão normal (Wainwright e Mann, 1982).

Traças. Existem, contudo, registros de celulases verdadeiras obtidas de alguns animais sob condições que parecem excluir qualquer possibilidade de microorganismos simbióticos. A traça (*Ctenolepisma lineata*) digere celulose e consegue sobreviver somente com uma dieta baseada neste composto, embora isso não seja satisfatório para uma alimentação prolongada.

O intestino da traça contém muitos microorganismos, mas nenhuma espécie que digere celulose foi isolada. Mais importante ainda, traças livres de bactérias foram obtidas pela lavagem dos ovos numa solução de cloreto de mercúrio e etanol e da criação de ninfas em

aveias esterilizadas e vitaminas sob condições assépticas. Tais traças livres de bactérias digerem celulose marcada com ^{14}C e expiram dióxido de carbono marcado com ^{14}C . Finalmente, a presença de uma celulase foi demonstrada em extratos do intestino médio e, portanto, parece certo que a traça produz celulase (Lasker e Giese, 1956).

Cupins. No caso dos cupins, que vivem quase que exclusivamente da madeira, o papel dos organismos simbióticos é indubitável. O trato intestinal de um cupim que digere madeira é praticamente abarrotado de diversos tipos de flagelados e bactérias. Muitos dos flagelados foram isolados e mantidos em cultura pura, o que permitiu um estudo cuidadoso de seu papel na digestão da celulose.

Os flagelados simbióticos dos cupins são organismos anaeróbios obrigatórios (podem viver apenas na ausência de oxigênio livre). Essa sensibilidade ao oxigênio pode ser utilizada para remover os flagelados dos animais hospedeiros e assim obter cupins livres de protozoários. Se os cupins forem expostos ao oxigênio, a 3,5 atm de pressão, os flagelados serão seletivamente mortos em torno de meia hora; os cupins sobreviverão ileso (Cleveland, 1925). Tais cupins desprovidos de flagelados não podem sobreviver se forem alimentados, como de costume, com madeira. Eles têm ainda bactérias no intestino, o que indica que os protozoários simbióticos, mais que as bactérias, são responsáveis pela digestão da celulose. Quando os cupins são reinfetados com os flagelados adequados, podem novamente digerir celulose (Hungate, 1955).

A hipótese de que os flagelados realizam a digestão de celulose é apoiada por estudos destes organismos em cultura isolada. Um desses flagelados (*Trichomonas termopsidis*, do cupim *Termopsis*), que foi mantido em cultura por mais de três anos, produz extratos que contêm celulase (Trager, 1932). De fato, este flagelado não pode utilizar nenhuma fonte de carbono que não seja a celulose, não havendo, portanto, dúvida sobre seu papel na digestão de celulose dos cupins.

Apesar de a celulose da madeira poder fornecer uma quantidade substancial de energia, a madeira tem um conteúdo de nitrogênio muito baixo. Como os cupins vivem da madeira, foi sugerido que os microorganismos intestinais são bactérias fixadoras de nitrogênio, sendo,

portanto, de auxílio no suprimento de proteína. Esta hipótese parece ser plausível.

Muitas tentativas anteriores em demonstrar a fixação de nitrogênio no balanço global de nitrogênio dos cupins foram malsucedidas, mas está claro agora que a fixação de nitrogênio se dá com a cooperação de microorganismos (French e col., 1976).

A fixação de nitrogênio pode, de fato, ser mais difundida entre animais que perfuram a madeira do que se esperava anteriormente. Em diversas espécies de teredinídeo (*Teredo* e outras), a fixação de nitrogênio está associada a bactérias intestinais; estas bactérias foram isoladas e revelaram ter a capacidade de fixação de nitrogênio (Carpenter e Culliney, 1975).

No teredinídeo *Bankia* (que está intimamente relacionado ao *Teredo*) as brânquias abrigam bactérias intracelulares. Elas parecem ser responsáveis pela síntese de aminoácidos essenciais que ocorre quando brânquias isoladas são incubadas com glicose marcada com carbono radioativo (Trytek e Allen, 1980).

Digestão de celulose nos vertebrados

Muitos mamíferos são herbívoros e a maioria deles depende de alimento que torna essencial a digestão da celulose. Os ruminantes, que incluem alguns dos mais importantes animais domésticos produtores de carne e leite (gado, ovelhas e cabras), têm tratos digestivos especializados que são altamente adaptados à digestão da celulose simbiótica. Contudo, muitos mamíferos ruminantes também dependem de microorganismos simbióticos para a digestão da celulose, apesar de suas adaptações anatômicas diferenciarem-se daquelas dos verdadeiros ruminantes.

Ruminantes. O estômago de um ruminante consiste de diversos compartimentos (Fig. 4.3), ou para ser preciso, o verdadeiro estômago digestivo, o *abomaso*, é precedido por diversos compartimentos grandes. O primeiro e maior é chamado de *rúmen*. O rúmen serve como um grande tanque de fermentação no qual o alimento, misturado com saliva, sofre uma fermentação intensa. Bactérias e protozoários são encontrados no rúmen em grande número. Estes microorganismos degradam celulose e a tornam disponível à digestão complementar. Os produtos da fermentação (na maior parte ácidos acéticos, propiônicos e butíricos) são absorvidos e utilizados; o

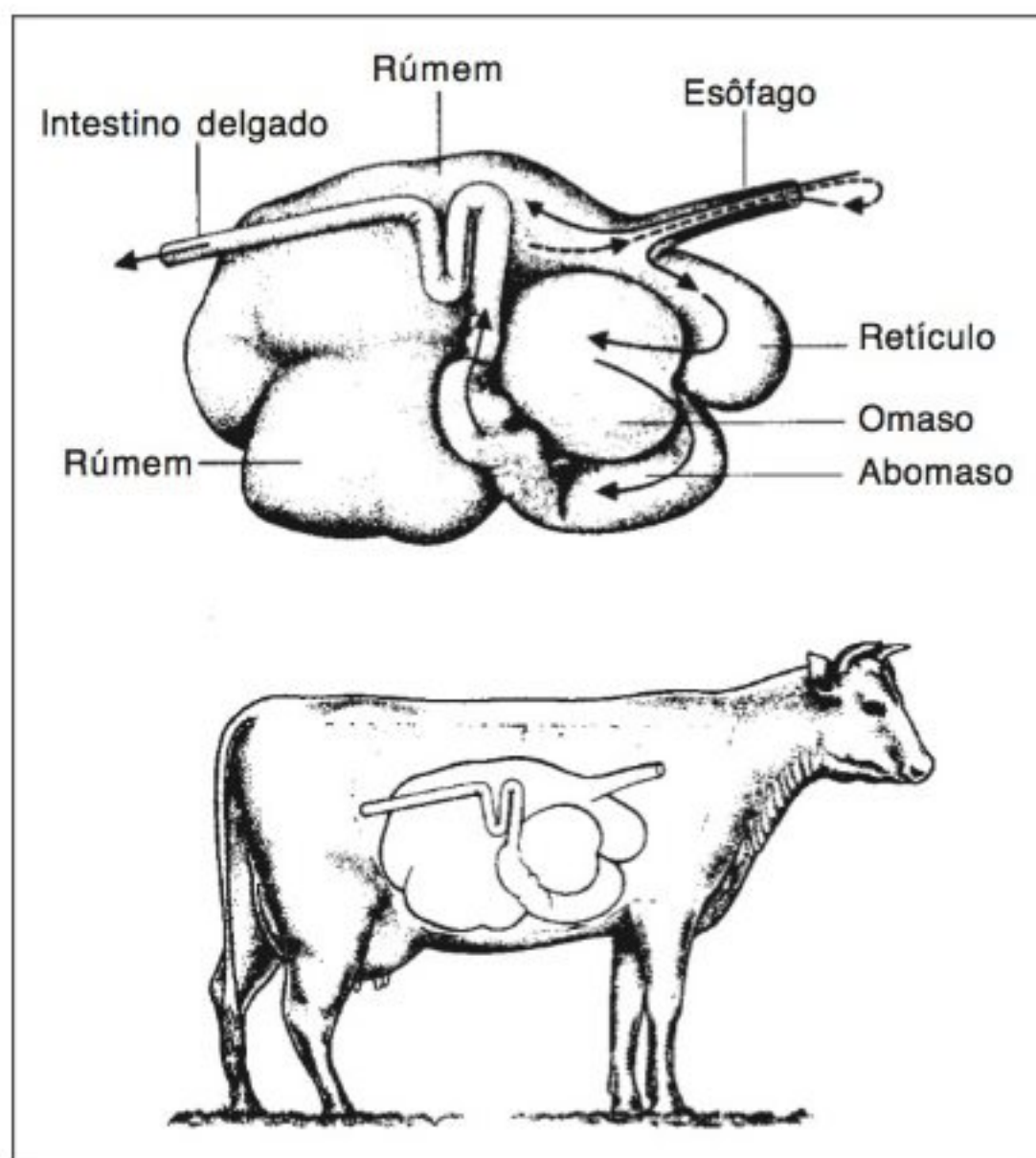


Fig. 4.3 No animal ruminante o estômago verdadeiro (abomaso) é precedido por muitos outros compartimentos. O primeiro e maior destes, o rúmen, serve como um tanque gigante de fermentação que auxilia na digestão da celulose.

dióxido de carbono e o metano (CH_4) formados no processo de fermentação são liberados pela eructação.

A **ruminação**, ou mastigação do bolo alimentar, consiste na regurgitação e remastigação de substâncias fibrosas indigestas, que depois são engolidas novamente. Este processo deu ao grupo ruminante seu nome. Quando o alimento reentra no rúmen, ele sofre uma outra fermentação. As partículas de alimento decompostas gradualmente passam para as outras partes do estômago, onde estão sujeitas aos sucos digestivos usuais no abomaso (que corresponde ao estômago digestivo de outros mamíferos).

Os produtos da fermentação provenientes do rúmen são a principal fonte de energia. Estima-se que a energia disponível, a partir dos ácidos orgânicos produzidos no rúmen, perfaz 70% do total da demanda energética do gado. O metano, por outro lado, é completamente perdi-

do para o ruminante e a perda é apreciável. Uma vaca alimentada com 5 kg de feno por dia libera 191 litros de metano por dia; o valor energético deste metano é mais de 10% da energia do alimento digerido diariamente (Kleiber, 1961).

Os produtos da fermentação são na maioria ácidos orgânicos de cadeia curta e quantidades copiosas de saliva secretadas pelos ruminantes servem para tamponar estes produtos da fermentação no rúmen. A saliva de um ruminante é nada mais que uma solução diluída de bicarbonato de sódio, que serve como um tampão e como um meio de fermentação adequado para os microorganismos.

A quantidade de saliva secretada pelos ruminantes é impressionante. A secreção salivar total por dia foi estimada em 6 a 16 litros nas ovelhas e cabras e de 100 a 190 litros no gado (Blair-West e col., 1967). Como uma ovelha e uma cabra pesam em torno de 40 kg cada e uma vaca uns 500 kg, a produção diária de saliva pode chegar a aproximadamente um terço do peso corpóreo. Como dois terços do peso corpóreo é água, aproximadamente a metade da água corpórea total passa pelas glândulas salivares (e o rúmen) a cada dia.

Os protozoários do rúmen são ciliados que superficialmente se assemelham a formas livres como os paramecios. Eles ocorrem em números que chegam a vários milhares por mililitro de conteúdo do rúmen. Muitos dos organismos do rúmen foram cultivados em cultura no laboratório e extratos de culturas puras indicam atividade celulásica (Hungate, 1942).

Os ciliados são organismos anaeróbios obrigatórios e satisfazem suas necessidades energéticas por meio de processos fermentativos. A produção energética é relativamente baixa para os microorganismos, mas isto significa que os produtos da fermentação se tornam disponíveis ao animal hospedeiro que, por sua vez, utiliza-os no metabolismo oxidativo. Como a digestão simbiótica da celulose é o único modo desta ficar disponível aos mamíferos, a perda relativamente pequena para os microorganismos simbióticos é quantitativamente insignificante. O mais importante é que os microorganismos do rúmen contribuem de muitas outras formas para a nutrição do hospedeiro.

Síntese protéica. Os microorganismos do rúmen podem sintetizar proteína a partir de compostos de nitro-

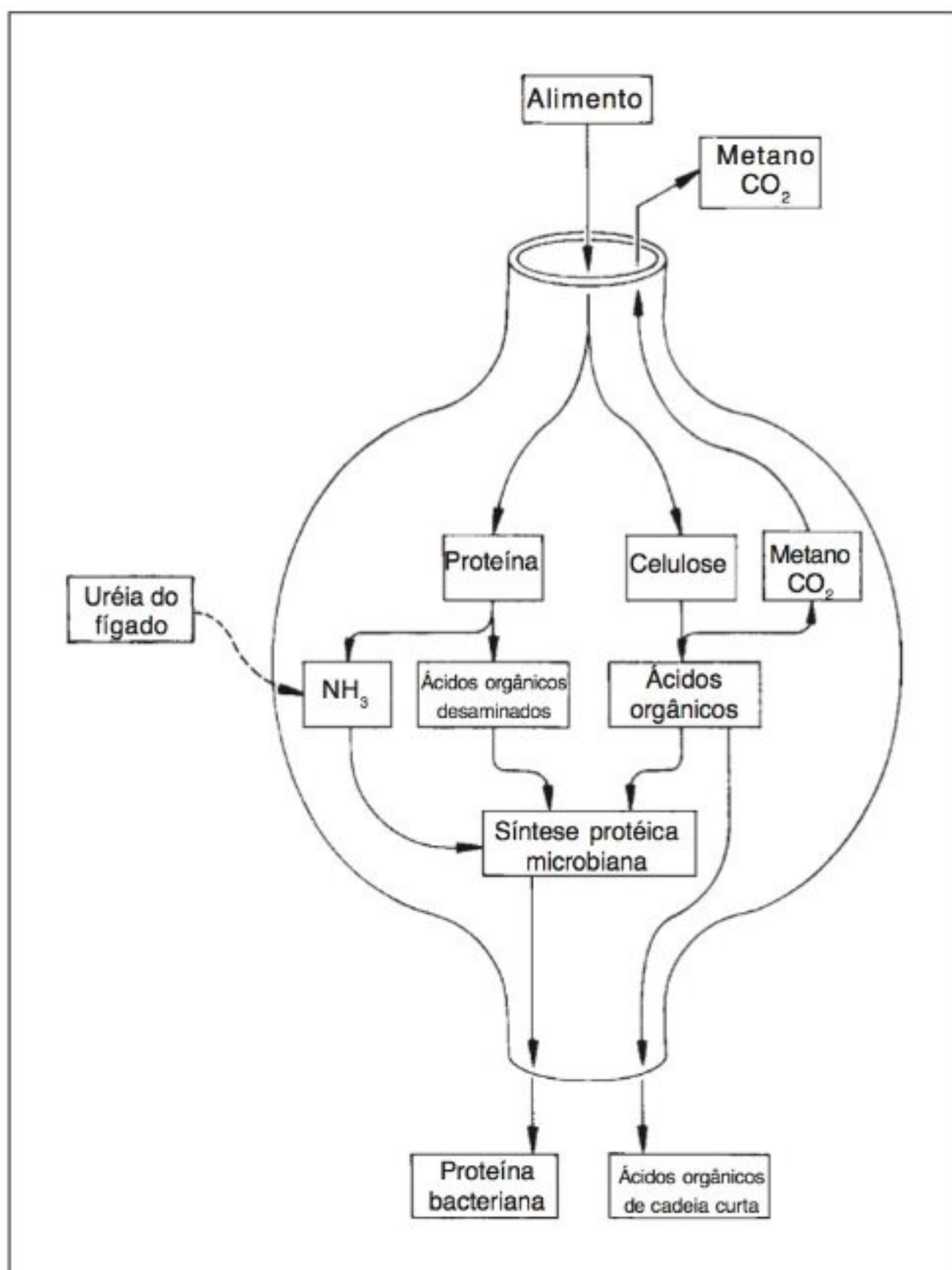


Fig. 4.4 Principais eventos na digestão dos ruminantes. A celulose contida na alimentação sofre fermentação microbiana, formando ácidos orgânicos de cadeia curta que são usados pelo animal, enquanto o metano e o dióxido de carbono são perdidos para a atmosfera. A proteína contida na alimentação pode ser parcialmente desaminada, formando ácidos orgânicos e amônia. As bactérias utilizam a amônia e a amônia dos sais de amônio ou da uréia (formada no fígado ou suprida pelo alimento), junto com ácidos orgânicos, para a síntese de proteína. A proteína bacteriana passa pelas porções seguintes do trato digestivo, sendo então digerida e utilizada pelo animal.

gênio inorgânico, tais como os sais de amônio. É particularmente útil que a uréia, que normalmente é um produto da excreção eliminado na urina, possa ser adicionada ao alimento dos ruminantes e aumentar a síntese protéica. Ela tem sido utilizada na indústria de laticínios, pois a uréia pode ser sintetizada a um baixo custo e é, portanto, menos caro suplementar a dieta de vacas leiteiras com uréia que usar rações mais caras com alto teor protéico.

Os conteúdos do rúmen de uma vaca podem pesar mais de 100 kg, com um peso total de protozoários de cerca de 2 kg, os quais contêm 150 g de proteína. O tempo de propagação desses protozoários permite estimar que 69% da população destes microorganismos passa pelo omaso a cada dia, onde são digeridos. Isto contribui para um suprimento protéico acima de 100 g por dia (Hungate, 1942).

A síntese protéica microbiana no rúmen é de especi-

al importância quando o animal é alimentado com ração de baixa qualidade. Descobriu-se que um camelo alimentado com uma dieta quase sem proteínas (feno e tâmara de baixa qualidade), virtualmente não excreta uréia na urina. A uréia continua sendo formada no metabolismo, mas ao invés de ser excretada, tal “resíduo” reentra no rúmen, em parte através da parede deste órgão e em parte com a saliva.

No rúmen, a uréia é hidrolisada em dióxido de carbono e amônia, sendo a última utilizada pelos microorganismos para a ressíntese de proteína. Desta forma um camelo alimentado com alimento de baixa qualidade consegue reciclar grande parte da pequena quantidade de nitrogênio protéico disponível (Schmidt-Nielsen e col., 1957) (ver Fig. 4.4).

Semelhante reutilização de nitrogênio da uréia em animais nutridos com dietas alimentares pobres em proteína foi observada em ovelhas (Houpt, 1959). Sob certas condições, o coelho (um não-ruminante) pode utilizar a uréia de forma significativa em seu metabolismo de nitrogênio (Houpt, 1963).

Se sulfato inorgânico for adicionado à dieta de um ruminante, a síntese protéica microbiana será aumentada e, particularmente importante, o sulfato será incorporado à metionina e cisteína de aminoácidos essenciais (Block e col., 1951). Assim, os microorganismos do rúmen contribuem tanto para a síntese protéica como para a qualidade desta. Como os micróbios no rúmen conseguem sintetizar todos os aminoácidos essenciais, os ruminantes são, do ponto de vista nutricional, independentes destes aminoácidos e a qualidade da proteína que recebem em sua alimentação é de menor importância.

Uma outra vantagem nutricional da digestão do ruminante é que algumas vitaminas importantes são sintetizadas pelos microorganismos do rúmen. Isto se aplica a várias vitaminas do grupo B; em particular, o suprimento natural de vitamina B₁₂ para os ruminantes é obtido completamente a partir dos microorganismos.

Animais não-ruminantes. A digestão de celulose em muitos mamíferos herbívoros não-ruminantes é também auxiliada pelos microorganismos. A alimentação que contém celulose é normalmente volumosa e a fermentação é relativamente lenta e demorada. É necessário um espaço grande e a porção do trato digestivo usado para a fer-

mentação é, portanto, de tamanho considerável. Em alguns animais o estômago é grande e tem diversos compartimentos e a digestão tem semelhanças óbvias com a digestão do ruminante. Em outros, a principal fermentação da celulose se dá num grande divertículo do intestino delgado, o *ceco*.

Os estômagos de compartimentos múltiplos não são encontrados apenas em alguns ungulados não-ruminantes, mas em animais distantes como a preguiça (Denis e col., 1967) e o macaco langur (Bauchop e Martucci, 1968) (Fig. 4.5). Mesmo entre os marsupiais existem animais que têm um estômago semelhante ao rúmen. Um é o quokka, do tamanho do coelho, que pesa de 2 a 5 kg. Seu grande estômago, o qual abriga microorganismos que participam da digestão da celulose (Moir e col., 1956), pode conter aproximadamente 0,5 kg de matéria úmida. Para um animal que pesa cerca de 3 kg, isso representa 15% do peso corpóreo, uma quantidade semelhante àquela que é freqüentemente encontrada nos ruminantes.

A fermentação microbiana no ceco tem muitas semelhanças com a fermentação no rúmen, mas este apresenta três claras vantagens em relação ao ceco.

Uma vantagem é que a fermentação do rúmen ocorre na porção anterior do trato gastrointestinal, de modo que os produtos da fermentação podem passar para o intestino grosso para complementação da digestão e da absorção.

A segunda vantagem do sistema ruminante é que a fragmentação mecânica do alimento pode ser prolongada, pois as partículas grossas e não digeridas podem ser regurgitadas e mastigadas repetidas vezes. Esta diferença é claramente visível se for comparada a massa fecal de vacas (ruminantes) com a de cavalos (não-ruminantes). As fezes do cavalo contêm fragmentos intactos de alimento; as da vaca constituem uma massa bem esmagada e mole com poucos fragmentos grandes e visíveis.

A terceira, e talvez a maior vantagem do sistema ruminante com fermentação microbiana na porção anterior do trato gastrointestinal, é a oportunidade de reciclar o nitrogênio da uréia que de outra forma seria excretado e perdido. Como foi discutido anteriormente, isso é importante para os ruminantes que se alimentam de ração de baixa qualidade.

Os grandes marsupiais semelhantes aos ruminantes – cangurus e wallabies – nos quais a fermentação

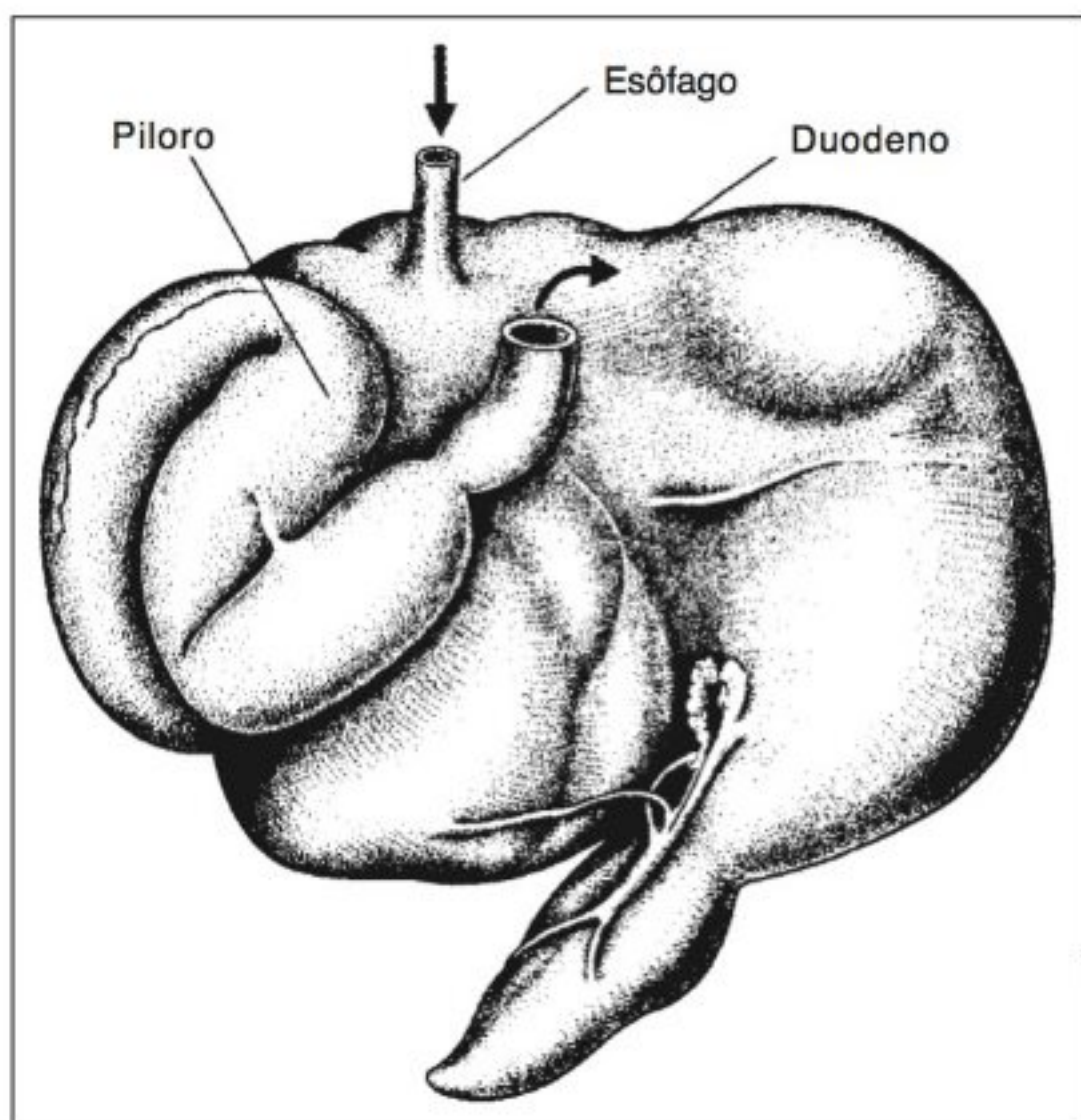


Fig. 4.5 O estômago de uma preguiça (*Bradypus tridactylus*) é complexo e muito semelhante ao estômago de um ruminante (Grassé, 1955).

microbiana também ocorre antes do estômago digestivo, utilizam o mesmo mecanismo. Quando o conteúdo de nitrogênio na vegetação diminui no início da estação de seca, os wallabies começam a reciclar a uréia e continuam a fazê-lo durante a prolongada estação de seca, ganhando assim uma independência relativa da baixa qualidade do alimento disponível (Kinnear e Main, 1975).

Uma melhoria na digestão de substâncias de origem vegetal por meio da fermentação não está restrita aos mamíferos. Por exemplo, os tetrazes no Alasca se mantêm durante vários meses do inverno numa dieta de somente botões e brotos de salgueiro. A maioria dos galináceos tem dois cecos grandes, adequados para a fermentação de celulose. Nos tetrazes, os produtos da fermentação são etanol e os ácidos acético, propiônico, butírico e láctico, em proporções variadas. A contribuição da fermentação cecal para a demanda energética basal chega a 30%, de fato uma contribuição substancial (McBee e West, 1969).

A fermentação no intestino posterior ocorre em diversas outras aves, mas apenas em uma espécie se sabe

que a matéria vegetal é fermentada na parte anterior do trato digestivo, como ocorre com os ruminantes. Uma ave da América do Sul, o hoatzin (*Opisthocomus hoatzin*), que pesa cerca de 750 g, alimenta-se de folhas de plantas que são fermentadas na moela da ave. Não causa surpresa que alguns observadores notaram que o odor característico deste pássaro é similar ao do esterco fresco de vaca (Dominguezbelo e col., 1993).

A moela do hoatzin contém microorganismos anaeróbios e também protozoários ciliados em grandes quantidades, que ajudam na digestão do alimento. Uma ave voadora obviamente beneficia-se de uma digestão rápida durante o voo, de modo que o peso das grandes massas alimentares no trato digestivo não a tornem mais pesada. Outra vantagem da fermentação no intestino anterior pode ser que ela ajude na desintoxicação dos componentes químicos do vegetal, antes que ele penetre na parte absorptiva do intestino.

Diversos répteis herbívoros beneficiam-se também dos microorganismos simbióticos. A tartaruga verde marinha (*Chelonia mydas*) se alimenta de algas e é capaz de digerir 90% da celulose ingerida, auxiliada por micróbios que estão presentes em número semelhante àquele dos mamíferos ruminantes (Bjorndal, 1979).

O iguana comum (*Iguana iguana*), que é herbívoro durante toda a vida, também se beneficia da fermentação microbiana no intestino posterior. Se filhotes do iguana forem mantidos em cativeiro, eles não desenvolverão a mesma população microbiana complexa como os filhotes selvagens e não crescerão tão bem como eles. Contudo, se os filhotes em cativeiro forem alimentados com matéria fecal fresca dos iguanas adultos, desenvolverão uma flora microbiana complexa e crescerão tão rápido quanto os filhotes selvagens. A aquisição da flora de fermentação requer contato com animais que já possuem os micróbios; caso contrário, os filhotes serão privados dos benefícios da digestão microbiana (Troyer, 1982).

Vimos anteriormente que os ruminantes formam uma quantidade considerável de metano que é perdida e penetra na atmosfera, contribuindo com o efeito estufa. Não são apenas os vertebrados herbívoros que produzem metano; quase todos os representantes tropicais de milípodas, baratas, cupins e besouros hospedam microorganismos que produzem metano em seus intestinos posteriores, mas muitos não o fazem (Hackstein e

Stumm, 1994). A quantidade de metano produzido por cupins e outros artrópodes é substancial, e somada àque-la produzida pelos ruminantes, pode ser um fator importante nos complexos problemas do efeito estufa.

Coprofagia

A desvantagem da localização da fermentação da celulose na parte posterior do trato intestinal pode ser evitada de uma forma peculiar. Muitos roedores, assim como os coelhos e lebres, formam um tipo especial de fezes a partir do conteúdo cecal, as quais são reingeridas de modo que o alimento passa por todo o trato digestivo uma segunda vez. Existem, de fato, dois tipos de fezes: as comuns e bem conhecidas bolinhas fecais dos roedores, firmes e escuras, e as fezes mais moles, maiores e mais claras, que não são eliminadas pelo animal, mas são ingeridas diretamente do ânus. Este último tipo é mantido separado dos excrementos comuns no reto e a reingestão permite uma digestão e utilização do alimento mais completa.

A coprofagia (do grego, *copros* = excremento e *phagein* = comer) é comum nos roedores e é de grande importância nutricional. Por exemplo, se a coprofagia for impedida, ratos precisarão de fontes dietéticas suplementares de vitamina K e biotina. Além disso, as deficiências de outras vitaminas desenvolvem-se mais rapidamente. O mais interessante é que se ratos forem providos com uma variedade de suplementos dietéticos, o grau de crescimento destes sofrerá, apesar disso, uma redução de 15 a 25 %, aproximadamente, se a coprofagia for impedida (Barnes e col., 1963). Mesmo se a eles for permitido comer fezes de ratos normais, o crescimento normal não será conseguido por aqueles impedidos de realizar a coprofagia (Barnes e col., 1963).

Nos coelhos, o impedimento da coprofagia leva a uma diminuição na habilidade de digerir o alimento, assim como uma redução na utilização de proteína e retenção de nitrogênio. Quando a coprofagia é novamente permitida, há um aumento correspondente na habilidade de digerir celulose (Thacker e Brandt, 1955).

As fezes moles especiais que um coelho reingere originam-se no ceco. Quando ingeridas, estas fezes não são mastigadas e misturadas com outros alimentos no estômago; elas tendem a se alojar separadamente no fundo do estômago (Fig. 4.6). As fezes moles são cobertas por uma membrana e continuam a fermentar no

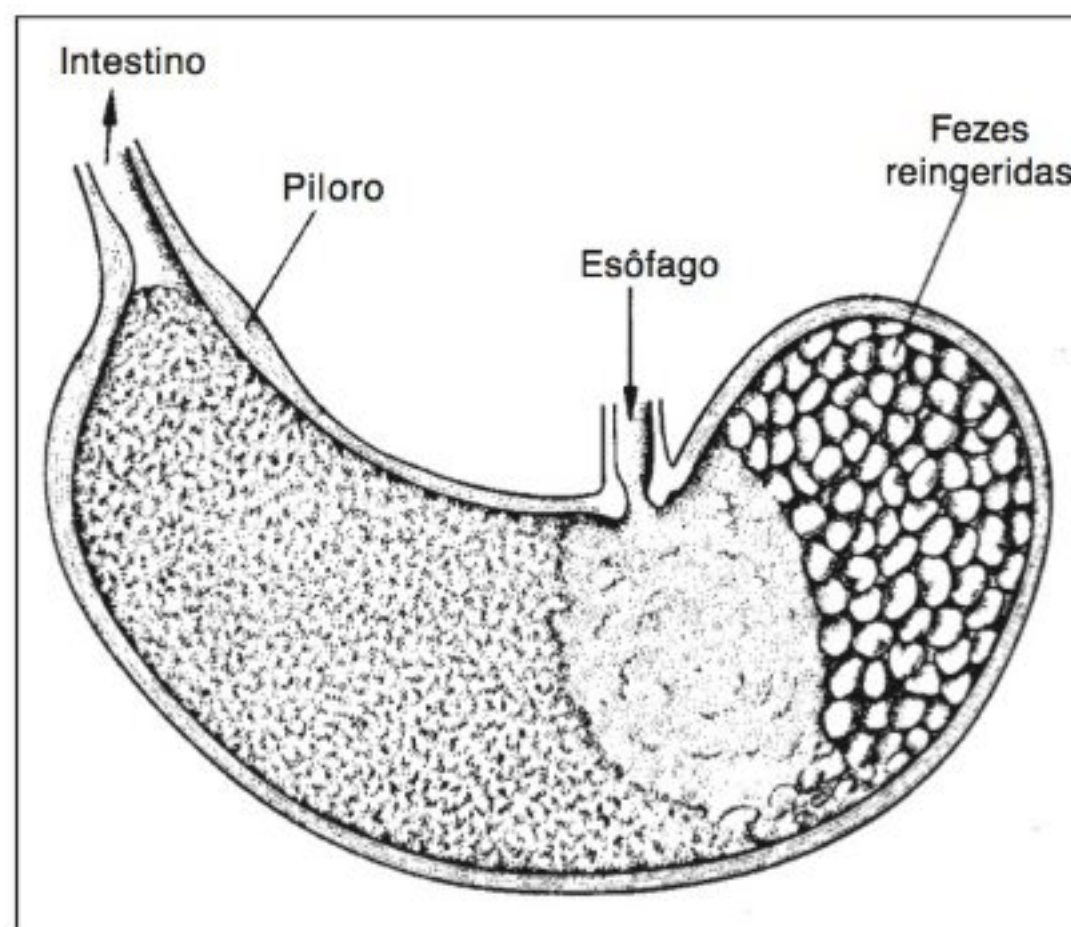


Fig. 4.6 No estômago do coelho, o alimento ingerido está localizado na parte pilórica (esquerda), que contém glândulas digestivas. As bolinhas fecais reingeridas estão localizadas no grande fundo (direita), onde permanecem separadas da matéria alimentar enquanto a fermentação continua (Grassé, 1955).

estômago durante várias horas, sendo o ácido láctico um dos produtos da fermentação (Griffiths e Davies, 1963). Desta forma, o fundo do estômago serve como uma câmara de fermentação, análoga ao rúmen de ovelhas e vacas e, assim, fornece vantagens nutricionais essenciais ao animal.

Nos lagomorfos (coelhos e lebres), as fezes reingeridas são surpreendentemente diferentes, mas nos roedores elas diferem menos acentuadamente dos excrementos normais. Além disso, os roedores mastigam cuidadosamente as fezes reingeridas antes de engolir, o que também difere dos coelhos. Ainda não está bem estabelecido se tais diferenças resultam ou não em benefícios nutricionais da coprofagia. Como a coprofagia afeta as produções de energia, vitaminas, aminoácidos essenciais e outros nutrientes, seria interessante saber se a diferença entre roedores e lagomorfos tem algum significado funcional (Kenagy e Hoyt, 1980).

A reingestão de fezes foi registrada em várias outras classes de mamíferos: musaranhos, marsupiais e primatas prossímios. Para que seja conhecido o grau de difusão entre os animais deste importante processo nutricional há a necessidade de mais estudos.

NUTRIÇÃO

As propriedades mecânicas do alimento devem corresponder ao aparelho de tomada alimentar do animal e a natureza química do alimento deve ser adequada aos mecanismos digestivos disponíveis. Uma vez satisfeitas estas necessidades, a próxima pergunta é: Qual a adequação do alimento em relação às necessidades do organismo? A nutrição trata desta questão.

O problema pode convenientemente ser dividido em duas partes: a quantidade e a qualidade do alimento. O organismo precisa de (1) energia para a atividade externa e manutenção interna e (2) suprimento de substâncias específicas para conservação e crescimento. Entre estas substâncias específicas estão incluídos os aminoácidos, vitaminas e outros nutrientes essenciais, além de vários minerais e outros elementos, alguns deles em quantidades tão diminutas que tem sido difícil estabelecer se são realmente necessários.

A discussão seguinte tratará primeiro da necessidade de energia e dos componentes energéticos da dieta. Depois serão especificadas as substâncias necessárias aos organismos. Finalmente, serão mencionados alguns compostos menos desejáveis que podem estar presentes no alimento e a importância biológica desses alimentos.

Suprimento energético, combustível

A parte principal da matéria orgânica utilizada como alimento consiste de proteínas, carboidratos e gorduras. Os principais produtos da digestão destes compostos são os aminoácidos (provenientes das proteínas), vários açúcares simples (presentes no alimento ou derivados da digestão de amido), ácidos graxos de cadeia curta (principalmente da fermentação de celulose) e ácidos graxos de cadeia longa (da digestão de gordura).

A oxidação desses produtos digestivos produz quase toda a energia química necessária aos organismos animais. São todos compostos orgânicos muito simples, consistindo principalmente de carbono, hidrogênio e oxigênio, em várias proporções, exceto pelo fato de que os aminoácidos também contêm nitrogênio (no grupo amino $-NH_2$). Se os aminoácidos forem utilizados para fornecer energia química, o grupo amino será primeiro removido pela desaminação e os fragmentos relativamente pequenos restantes (vários ácidos orgânicos de

cadeia curta), entrarão em vias normais do metabolismo intermediário.

Esses vários compostos orgânicos são, dentro de limites amplos, intercambiáveis no metabolismo energético, apesar de existirem certas limitações. Por exemplo, o cérebro humano precisa de carboidrato (glicose), mas a maioria dos outros órgãos consegue fazer uso de ácidos graxos, que constituem o principal combustível do metabolismo muscular dos mamíferos. Em contraste, os músculos do vôo da mosca de fruta, *Drosophila*, requerem carboidrato e quando o suprimento está esgotado, esta mosca não consegue voar, apesar de a gordura armazenada ser usada para outros processos que necessitam de energia (Wigglesworth, 1949). Nem todos os insetos necessitam de glicose para voar, contudo, o gafanhoto migratório usa principalmente gordura para seus longos vôos migratórios (Weis-Fogh, 1952).

Para que um animal permaneça em estado de equilíbrio, o gasto energético total deve ser coberto por ingestão alimentar de igual valor. Se a quantidade de alimento for insuficiente, a demanda energética restante será suprida pelo consumo de substâncias corpóreas, principalmente gordura armazenada. Se a ingestão alimentar exceder a energia utilizada, a maioria dos animais armazenará o excesso na forma de gordura, independentemente da natureza do alimento. Esta é a razão pela qual os animais de fazenda, tais como bois e porcos, podem ser engordados quando alimentados com grãos ou milho, que contêm na maior parte amido. Alguns animais, contudo, armazenam principalmente carboidrato na forma de glicogênio. Isso é importante, pois o glicogênio pode prover energia na ausência de oxigênio (Cap. 5).

Regulação da ingestão alimentar

Em muitos animais, a ingestão alimentar é extremamente bem ajustada em relação ao gasto energético. Se as necessidades energéticas forem aumentadas por causa da atividade física, a ingestão alimentar será regulada de acordo. Os mecanismos regulatórios para a ingestão alimentar dos mamíferos estão localizados na área hipotalâmica do cérebro, mas influências periféricas específicas têm um papel principal no nível momentâneo de fome e ingestão alimentar. Uma das influências importantes é o nível sanguíneo de açúcar. Foi demonstrado que pontadas de fome coincidem com as contrações do estômago e que elas ocorrem especialmente quando o

nível sanguíneo de glicose diminui. Além disso, o grau de enchimento do estômago é de evidente importância na indução de uma sensação de saciação e término da ingestão alimentar.

Esses fatores podem ser de menor importância, na regulação da ingestão alimentar de longa duração e manutenção do peso corpóreo. Aumentar a quantidade ou volume do alimento pela adição de material não-nutritivo tem um efeito considerável no enchimento e motilidade gástricos; o animal, contudo, faz rapidamente o ajuste, aumentando a ingestão alimentar. Ratos alimentados com uma dieta de teor calórico baixo, mantêm o influxo calórico por meio da ingestão de maiores quantidades de alimento. Em ratos alimentados com uma dieta de teor calórico elevado, o influxo calórico continua muito alto durante vários dias, mas depois cai para o nível basal (Fig. 4.7).

O mecanismo exato para esse controle não é completamente compreendido, mas é sabido que a região hipotalâmica do cérebro exerce um importante papel. Se áreas específicas no hipotálamo forem destruídas, a ingestão alimentar será grandemente alterada e tanto poderá ser reduzida como aumentada. Lesões hipotalâmicas cuidadosamente localizadas podem levar a aumentos tão grandes na ingestão alimentar que um animal poderá comer continuamente e ficará tão gordo que se tornará incapaz de se mover.

A regulação da ingestão alimentar não está limitada aos vertebrados superiores. O peixe dourado, que continua crescendo durante toda a vida (embora a uma taxa decrescente), foi usado em experiências semelhantes, com diluição calórica de sua dieta. Se a ele for permitido que controle sua ingestão alimentar, o peixe dourado responderá à diluição calórica com uma ingestão alimentar aumentada. Além disso, uma redução da temperatura da água de 25°C para 15°C causa uma diminuição em torno da metade a um terço na ingestão alimentar. Portanto, o peixe dourado parece comer para obter calorias, pois uma queda de 10°C na temperatura causa uma diminuição de 2 a 3 vezes na taxa metabólica e na demanda energética (Rozin e Mayer, 1961).

NECESSIDADES NUTRICIONAIS ESPECÍFICAS

Uma dieta que forneça combustível adequado, medida em termos de unidades de energia, pode ser com-

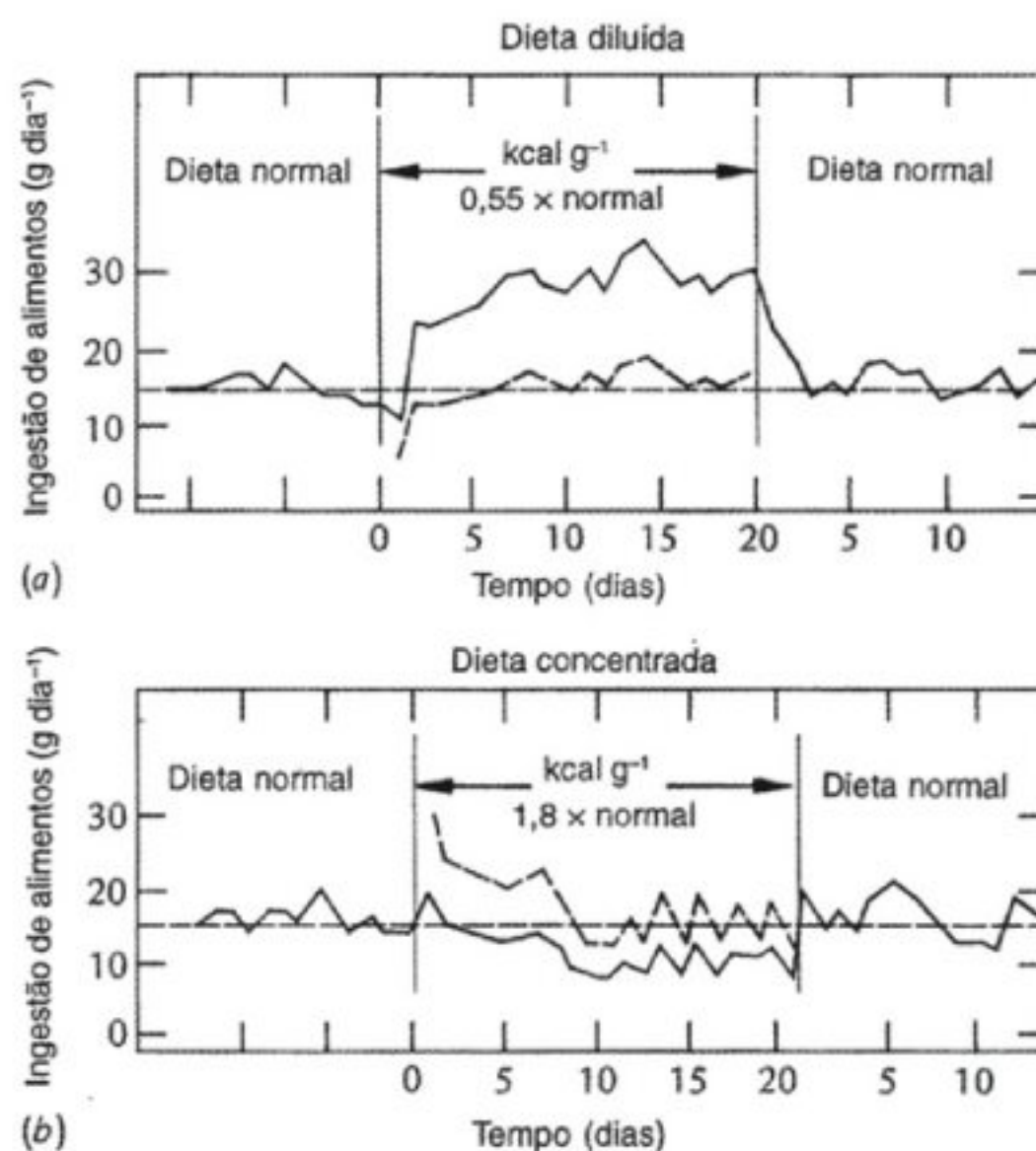


Fig. 4.7 Alteração na quantidade de alimento ingerido diariamente por ratos adultos quando o conteúdo energético por unidade de peso de alimento foi (a) reduzido e (b) aumentado. Linha contínua, peso do alimento consumido diariamente; linha tracejada, conteúdo energético do alimento ingerido, expressos como peso equivalente da dieta inicial (1 quilocaloria= 4,184 quilojoule) (Hervey, 1969).

pletamente inadequada no tocante às matérias primas para o crescimento, desenvolvimento e manutenção dos mecanismos celular e metabólico.

Para a maioria dos animais, os processos que requerem energia podem ser completamente satisfeitos somente pela glicose, mas esta não contribui em nada para outras necessidades. Existem três categorias principais dessas necessidades: proteínas e aminoácidos, vitaminas e compostos correlatos, minerais e microelementos.

Proteínas e aminoácidos

Quando um animal cresce, a proteína é continuamente sintetizada e adicionada ao organismo. No organismo adulto, contudo, a quantidade de proteína é mantida por toda a vida. Portanto, poderia parecer que assim que um organismo tivesse alcançado seu tamanho adulto, a dieta de proteínas se tornaria menos importante. Isto não é verdade: um suprimento protéico inadequado leva à desnutrição grave.

Por que isso acontece? O esperado seria, uma vez que as proteínas tenham sido incorporadas a um órgão (um músculo, por exemplo), que elas permanecessem como parte da estrutura permanente. Portanto, foi uma grande surpresa quando o bioquímico Rudolf Schoenheimer descobriu que as proteínas corpóreas são constantemente decompostas e ressintetizadas. Ele introduziu na dieta de ratos adultos aminoácidos marcados com o isótopo do nitrogênio pesado ^{15}N e esses aminoácidos foram invariavelmente encontrados incorporados nas proteínas teciduais. Portanto, foi demonstrado que os componentes celulares, antes considerados estruturas estáveis, têm um alto grau de renovação de proteínas (Schoenheimer, 1964).

Nem todas as proteínas têm o mesmo grau de renovação. No homem, por exemplo, a meia-vida das proteínas séricas é de cerca de 10 dias, porém, o tecido conjuntivo tem um baixo grau de renovação de proteínas. Uma vez formadas, essas proteínas estruturais permanecerão relativamente estáveis em comparação com as proteínas de tecidos ativos do ponto de vista metabólico, tais como sangue, fígado, músculo e outros.

Proteína nova é sintetizada a partir de aminoácidos simples e não de fragmentos parcialmente degradados de outras moléculas protéicas. Um homem adulto sintetiza e degrada aproximadamente 400 g de proteína por dia e isso excede em muito a tomada de proteína, que numa dieta variada pode estar entre 100 e 150 g diários. Assim, na síntese são utilizados não apenas os aminoácidos do alimento, mas também, em parte, aqueles resultantes da degradação de proteínas no corpo.

Cada organismo contém um grande número de diferentes proteínas como componentes celulares, enzimas e outros. Além disso, qualquer espécie animal ou vegetal possui proteínas específicas da espécie e mesmo indivíduos de uma mesma espécie podem ter proteínas caracteristicamente diferentes. Por exemplo, os grupos sanguíneos do homem estão relacionados às diferentes estruturas de algumas das proteínas sanguíneas.

Apenas cerca de 20 aminoácidos diferentes ocorrem com frequência nas proteínas, mas como uma molécula protéica contém entre menos de 100 e muitos milhares de aminoácidos, quase não há limite para o número de diferentes proteínas que podem ser formadas a partir dos 20 blocos estruturais básicos.

Os aminoácidos necessários ao corpo são normalmente supridos pelas proteínas contidas no alimento, mas eles podem ser substituídos por aminoácidos purificados em proporções adequadas. Contudo, não é necessário suprir cada um dos 20 diferentes aminoácidos. Alguns podem ser formados no corpo a partir de outros aminoácidos, mas outros não podem ser sintetizados pelo organismo e devem ser supridos na dieta. Esses últimos são chamados de *aminoácidos essenciais*.

Os termos *essencial* e *não-essencial* descrevem as necessidades alimentares de aminoácidos, mas não dizem nada a respeito da importância deles. Os aminoácidos não-essenciais são tão importantes quanto os outros como componentes estruturais das proteínas corpóreas. De fato, eles são provavelmente tão importantes que só o suprimento dietético não é suficiente e o organismo não pode deixar de ter um mecanismo para a síntese desses aminoácidos.

Dos 20 aminoácidos, 10 são essenciais aos ratos (Tab. 4.4) (Rose, 1938). A exclusão de qualquer um deles (exceto a arginina) produz profunda deficiência nutricional. A ausência da arginina provoca uma diminuição na taxa de crescimento; ela pode ser sintetizada, embora numa taxa insuficiente para o crescimento ótimo. O homem e outros mamíferos têm as mesmas necessidades, exceto pelo fato de a histidina não ser necessária ao homem adulto, embora seja necessária a todos os outros animais superiores testados (Rose, 1949). É particularmente surpreendente que peixes, muitos insetos e mesmo protozoários tenham necessidades de aminoácidos praticamente coincidentes (Taylor e Medici, 1966).

Os vegetais, ao contrário dos animais, sintetizam proteína a partir do nitrogênio inorgânico (sais de amônia ou nitrato) e alguns micróbios conseguem até usar o nitrogênio molecular. Essas *bactérias fixadoras de nitrogênio* são encontradas nos nódulos da raiz do trevo e outras plantas leguminosas e, portanto, são particularmente importantes no aumento da produção de proteína na agricultura.

Já foi mencionado que cupins e outros insetos perfuradores de madeira utilizam bactérias fixadoras de nitrogênio no intestino para suplementar o conteúdo protéico extremamente baixo da madeira da qual se alimentam. Provavelmente, muito outros animais, incapazes de utilizar o nitrogênio molecular, aproveitam-se dos micróbios fixadores de nitrogênio.

Tabela 4.4 Classificação dos aminoácidos com relação às necessidades alimentares dos ratos.

Essencial	Não-essencial
Lisina	Glicina
Triptofano	Alanina
Histidina	Serina
Fenilalanina	Norleucina
Leucina	Ácido aspártico
Isoleucina	Ácido glutâmico
Treonina	Prolina
Metionina	Citrulina
Valina	Tirosina
Arginina ^a	Cistina

^a A arginina pode ser sintetizada, mas não a uma taxa suficientemente rápida para satisfazer as demandas do crescimento normal.

Um exemplo é a alta taxa de produtividade biológica dos recifes de corais que têm intrigado os biólogos marinhos durante anos. Massas de água tropicais têm como característica níveis muito baixos de nutrientes dissolvidos. Em particular, o baixo nível de nitrogênio fixado é freqüentemente o principal fator limitante na produção do fitoplâncton. Parece que enquanto a água do oceano flui sobre os recifes de corais superficiais há um aumento acentuado em seu conteúdo de nitrogênio, provocado principalmente pela alga verde-azulada, *Calothrix*, fixadora de nitrogênio. Sem esse auxílio no suprimento de nitrogênio, seria difícil de se explicar a alta produtividade da comunidade do recife (Webb e col., 1975).

Finalmente, todas as proteínas animais são de origem vegetal. Isso vale até mesmo para a proteína sintetizada a partir de amônia ou uréia no rúmen de um ruminante, pois sem os micróbios esta síntese não ocorre. A síntese microbiana de proteína no rúmen tem uma consequência interessante: ela torna o animal ruminante nutricionalmente independente de aminoácidos essenciais, pois estes são sintetizados pelos microorganismos. Portanto, os ruminantes não têm necessidade alimentar de aminoácidos essenciais, apesar de eles serem indispensáveis no metabolismo (Loosli e col., 1949).

Alimentos acessórios: vitaminas

No início do século XX foi descoberto que uma dieta de carboidratos, gorduras e proteínas era insuficiente no tocante a vários componentes menores que se torna-

ram conhecidos como *vitaminas*. As quantidades necessárias são pequenas, na faixa de miligramas ou microgramas. Por essa razão, tais componentes são conhecidos como *alimentos acessórios*.

A descoberta inicial de uma vitamina foi associada à doença humana beribéri, que é causada pela ausência da tiamina (vitamina B₁) na dieta. Originalmente, foram atribuídas letras do alfabeto às vitaminas, mas à medida que a estrutura química e as funções bioquímicas exatas foram sendo esclarecidas, tornou-se cada vez mais comum usar seus nomes químicos ao invés de letras. Listas detalhadas das vitaminas e suas funções metabólicas podem ser encontradas em qualquer livro texto adequado sobre nutrição e, portanto, serão omitidas aqui.

As necessidades de vitamina não são as mesmas para todos os animais. Por exemplo, o ácido ascórbico (vitamina C) pode ser sintetizado pela maioria dos mamíferos, mas o homem e alguns outros mamíferos (alguns primatas, morcegos e a cobaia) necessitam que ele seja suprido na dieta. Muitos invertebrados, peixes teleósteos e algumas aves também precisam do ácido ascórbico na dieta, mas os peixes pulmonados, anfíbios, répteis e a maioria das aves são capazes de sintetizar esta substância. Essas diferenças, assim como o órgão de síntese diverso (fígado ou rim), têm interessantes implicações evolutivas (Birney e col., 1980).

Existe uma diferença marcante na capacidade de síntese de colesterol, o qual os vertebrados sintetizam facilmente. Para o homem, o colesterol é, na realidade, considerado indesejável porque é o principal fator no desenvolvimento da arteriosclerose.

Todos os insetos até agora estudados são incapazes de sintetizar o colesterol a partir de precursores não-esteróis e precisam de uma fonte alimentar desses compostos para o crescimento e o desenvolvimento normais, e portanto pode-se dizer que para os insetos, o colesterol é uma vitamina. Alguns exigem um suprimento de esteróis muito específico na sua alimentação, mas a maioria consegue utilizar uma variedade de esteróis vegetais (Chapman, 1982). O mesmo se aplica aos crustáceos. Muitos outros invertebrados necessitam de uma fonte alimentar de esteróis; entre os protozoários, alguns precisam de esteróis e outros não.

Os organismos simbióticos são freqüentemente fontes importantes de vitaminas. Por exemplo, a vitamina K, necessária para a coagulação sanguínea normal

nos vertebrados, é sintetizada pelas bactérias no trato digestivo dos mamíferos. Seu papel fisiológico foi descoberto nas aves alimentadas com uma dieta livre de colesterol com o objetivo de estudar a síntese deste. Esses animais desenvolveram sangramentos severos, que foram relacionados a uma deficiência vitamínica. Somente depois foi estabelecido que essa vitamina também é necessária aos mamíferos. Contudo, sua descoberta dependeu de uma observação acidental de sua importância nas aves, que precisam dela em seu alimento.

A síntese simbiótica de vitaminas é particularmente importante para os ruminantes, que parecem não precisar de várias das vitaminas do grupo B. Novamente, é a síntese microbiana que torna esses animais independentes de uma fonte alimentar.

As informações sobre as necessidades de vitamina dos vertebrados inferiores e dos invertebrados são insuficientes. Os estudos são difíceis, pois é necessário o uso de dietas compostas de componentes purificados e muitos animais não se alimentarão de tais dietas no laboratório. Estudos nutricionais com bases mais amplas ficaram, portanto, restritos a protozoários, insetos e vertebrados superiores. Além disso, para estabelecer as necessidades nutricionais com segurança é necessário saber se os microorganismos simbióticos contribuem para suprir as necessidades vitamínicas. Isso pode ser feito com o auxílio de animais livres de germes, mas os procedimentos tornam-se, portanto, muito complicados e caros.

Minerais e microelementos

Quantos elementos são essenciais à vida? A resposta a esta pergunta é conhecida para não mais de alguns poucos animais de laboratório. Dos mais de 90 elementos naturalmente existentes, somente 26 são conhecidos como sendo necessários a ratos e/ou pintinhos.

Os quatro elementos mais comuns – *oxigênio, carbono, hidrogênio e nitrogênio* – constituem 96% do peso corpóreo total de um mamífero (Tab. 4.5). Os outros sete elementos mais abundantes constituem quase que os 4% restantes; são cálcio, fósforo, potássio, enxofre, sódio, cloro e magnésio, nesta ordem. Quinze outros elementos são necessários, mas a quantidade total deles combinada no corpo dos mamíferos é de menos de 0,01% da massa corpórea.

Tabela 4.5 Composição elementar aproximada do corpo de um homem de 70 kg.

Elemento	Peso (g)	Porcentagem do peso corpóreo
Oxigênio	45.500	65,0
Carbono	12.600	18,0
Hidrogênio	7.000	10,0
Nitrogênio	2.100	3,0
Cálcio	1.350	1,93
Fósforo	785	1,12
Potássio	245	0,35
Enxofre	175	0,25
Sódio	105	0,15
Cloro	105	0,15
Magnésio	35	0,05
Total	70.000	100,00

A água e a matéria orgânica responsável pela estrutura do corpo – proteínas, ácidos nucleicos, gorduras e carboidratos – contêm a maior parte do oxigênio, hidrogênio, carbono e nitrogênio, mais parte do enxofre e fósforo. Os compostos minerais do esqueleto junto com íons dissolvidos constituem a pequena porcentagem restante. Os íons quantitativamente mais importantes nos animais são sódio, potássio, cloro e bicarbonato. A manutenção de concentrações normais de íons sódio e cloro é necessária para o equilíbrio osmótico dos animais, como será discutido no capítulo 8.

Apesar de o sódio ser normalmente o principal cátion no sangue e fluidos extracelulares, o potássio é o cátion dominante no espaço intracelular, onde a concentração de sódio é correspondentemente mais baixa. O cloro é normalmente mais elevado no fluido extracelular e mais baixo no intracelular. O íon bicarbonato está intimamente relacionado à respiração e ao transporte de dióxido de carbono, assumindo maior importância na regulação do pH do organismo, como descrito nos capítulos anteriores.

O cálcio, magnésio, fósforo e sulfato são também íons importantes; todos são necessários a muitos processos fisiológicos. Qualquer grande alteração nas suas concentrações é deletéria ou fatal. Por exemplo, os íons cálcio são necessários para a função normal da célula,

condução nervosa, contração muscular e coagulação sanguínea. Se a concentração sanguínea de cálcio de um mamífero cair para aproximadamente a metade de seu valor normal (cerca de 5 mEq por litro), isso resultará em câibras tetânicas severas ou fatais.

O cálcio também é um importante elemento dos esqueletos e muitas outras estruturas mecânicas rígidas. Os ossos e dentes dos vertebrados consistem principalmente de fosfato de cálcio (hidroxiapatita). As estruturas mineralizadas dos invertebrados, como as conchas dos moluscos e corais, são principalmente carbonatos de cálcio.

Nem todas as substâncias estruturais nos animais são mineralizadas. O exoesqueleto de um inseto consiste da matéria orgânica, quitina. Nos crustáceos, o exoesqueleto pode ser completamente orgânico, mas em muitas formas maiores (como caranguejos e lagostas), ele é incrustado com carbonato de cálcio.

Os esqueletos dos invertebrados contêm, com frequência, um pouco de carbonato de magnésio além do carbonato de cálcio e também quantidades menores de sulfato de cálcio. Uma exceção peculiar é o material esquelético do radiolário *Acantharia* (um protozoário), que consiste completamente de sulfato de estrôncio (Odum, 1957).

As estruturas de suporte de muitos vegetais, além da celulose, frequentemente contêm óxido de silício amorfo (sílica). Entre os animais, algumas esponjas têm esqueletos constituídos de espículas de sílica (SiO_2).

Microelementos

Serão agora considerados os quinze elementos que constituem menos de 0,01% do corpo de um mamífero. Estes elementos encontram-se em quantidades tão pequenas que, apesar de os pesquisadores no passado terem podido demonstrar a presença deles no corpo, os métodos analíticos não eram suficientemente acurados para uma análise precisa. Portanto, esses elementos foram mencionados como existentes em quantidades muito pequenas e se tornaram conhecidos como *microelementos*. Com métodos analíticos melhores, em particular com o auxílio de radioisótopos, tornou-se possível não somente determiná-los de forma mais acurada, mas também esclarecer seus papéis fisiológicos e bioquímicos.

Os microelementos podem ser divididos em três grupos: (1) os conhecidos como sendo essenciais, (2)

os que têm efeitos metabólicos, mas não se mostraram indispensáveis, e (3) os que se encontram amplamente distribuídos nos organismos vivos, mas parecem ser apenas contaminantes incidentais. Alguns microelementos são necessários em quantidades tão pequenas que é difícil planejar uma dieta completamente livre deles e é provável que com o progresso da pesquisa, alguns elementos do segundo, e talvez do terceiro grupo, acabem sendo transferidos para o primeiro grupo (Mertz, 1981).

A mera ocorrência de um microelemento não fornece informações sobre sua função e a demonstração química de sua presença é, portanto, pouco elucidativa, pois quase todo elemento da tabela periódica pode ser encontrado em quantidades diminutas.

A compreensão do papel dos microelementos pode ser conseguida principalmente de duas formas: (1) fornecimento de dietas sintéticas compostas de componentes altamente purificados que não contenham o elemento em investigação e (2) o estudo de doenças, no homem e em outros animais, que sejam resultantes da deficiência de um microelemento. Tais doenças, decorrentes de deficiência, estão frequentemente associadas a concentrações excepcionalmente baixas de certos elementos no solo, em áreas geográficas específicas.

O primeiro método tem a desvantagem da dificuldade de se eliminar qualquer vestígio de um dado elemento da dieta, além do que uma dieta altamente purificada torna-se também imediatamente deficiente em outros aspectos. Por exemplo, caso uma dieta seja inadequada em relação a alguma vitamina, assim como ao microelemento em estudo, o animal não apresentará a melhora esperada se apenas o microelemento for adicionado. Portanto, foi difícil o progresso no estudo dos microelementos antes que a pesquisa sobre as vitaminas avançasse o suficiente para criar dietas-testes adequadas.

Ferro (26).* A presença do ferro nos animais vivos é conhecida há tanto tempo que este composto não é normalmente considerado um microelemento. Contudo, ele é essencial. Encontra-se agrupado na tabela periódica entre os “elementos de transição” (ver Fig. 4.8), que

* O número entre parênteses depois do nome de um elemento é o número atômico deste na tabela periódica.

1a	2a	3a	4a	5a	6a	7a	8a			1b	2b	3b	4b	5b	6b	7b	8b
1 H																	2 He
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg	Elementos de transição										13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe
55 Cs	56 Ba	57-71 ΣLa	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U												

Fig. 4.8 Tabela periódica dos elementos de ocorrência natural. Os elementos conhecidos como essenciais aos animais aparecem nas áreas sombreadas.

abrange um total de nove microelementos conhecidos. Outros seis microelementos estão localizados próximos aos elementos não-metálicos, que são os mais abundantes nos organismos vivos.

O ferro é um componente da hemoglobina e de diversos sistemas enzimáticos intracelulares, notadamente os citocromos. A quantidade total de ferro no organismo não é muito grande; num homem adulto é de aproximadamente 4 g. Desta quantidade 70% é encontrada na hemoglobina, 3,2% na mioglobina, 0,1% nos citocromos, 0,1% na catalase e o restante em compostos de armazenamento, a maior parte no fígado. A necessidade de ferro na dieta de um mamífero adulto é muito pequena, pois o ferro resultante da decomposição da hemoglobina é armazenado no fígado e usado novamente para a sua síntese. Animais em crescimento precisam de mais ferro e as fêmeas adultas necessitam repô-lo, pois ele é perdido nos processos reprodutivos (crescimento fetal, menstruação).

Cobalto (27). O cobalto é singular entre os microelementos porque o íon cobalto propriamente dito não é conhecido como sendo necessário a qualquer organis-

mo animal. Todos os animais superiores, contudo, precisam de cobalto na forma específica de vitamina B₁₂ que é necessária na formação do sangue. A deficiência leva à anemia severa. Nos ruminantes a vitamina B₁₂ é formada no rúmen pela flora microbiana, contanto que uma quantidade suficiente de cobalto esteja presente na dieta.

A primeira evidência conclusiva de que o cobalto é um microelemento essencial veio da Austrália, onde uma doença séria do gado e rebanho de ovelhas causou grandes perdas econômicas. A adição de pequenas quantidades de cobalto evita essa doença. O uso de cobalto nos fertilizantes é caro porque são necessárias quantidades muito grandes. Ao invés disso, achou-se mais prático fazer cada ovelha engolir uma pequena bola de cerâmica contendo cobalto, que permanece no rúmen e lentamente libera este metal durante vários anos.

Níquel (28). O níquel encontra-se adjacente ao cobalto na tabela periódica e acredita-se ser essencial. Apesar de se saber que este metal influencia o crescimento das penas das galinhas, não é certo que seja essencial à vida animal. O problema é que pequenas quantidades de níquel estão quase sempre associadas ao ferro e, portan-

to, é extremamente difícil eliminá-lo completamente da dieta. Contudo, há evidências de que o níquel seja essencial às plantas leguminosas e possivelmente a todos vegetais superiores (Eskew e col., 1983).

Cobre (29). O cobre ocorre amplamente no solo, mas em certas áreas a sua concentração é tão baixa que plantas e animais apresentam deficiência. Um dos sintomas mais notáveis é a anemia. O cobre não faz parte da molécula de hemoglobina, mas a sua deficiência impede a formação de hemoglobina. O mecanismo exato deste efeito não é conhecido.

O cobre também é parte integrante de mais de uma dúzia de enzimas, sendo que uma das mais importantes, a citocromo oxidase, contém ferro e cobre.

Zinco (30). O zinco faz parte de muitas enzimas importantes, incluindo a anidrase carbônica e diversas peptidases. Os sintomas da deficiência podem ser produzidos pelo fornecimento de uma dieta purificada.

Vanádio (23). O vanádio exerce um pronunciado efeito promotor do crescimento em ratos mantidos num ambiente totalmente isolado com plástico e submetidos a uma dieta de aminoácidos altamente purificada. As quantidades necessárias, em torno de 1 μg por dia para um rato, estão dentro da gama de concentrações encontradas naturalmente no alimento e em tecidos de animais superiores (Schwarz e Milne, 1971).

É peculiar que algumas espécies de tunicados acumulem concentrações muito altas de vanádio em seu sangue, apesar de outras espécies não apresentarem concentrações incomuns deste elemento. A função desse enriquecimento de vanádio, se é que existe alguma, continua incerta.

Cromo (24). O cromo é uma adição razoavelmente recente à lista de microelementos essenciais. Ele é necessário para que a insulina exerça seu efeito máximo ao promover a captação de glicose pelos tecidos (Mertz, 1969). Até agora não existem evidências de que ele seja componente de qualquer sistema enzimático ou que sirva como um ativador enzimático.

Manganês (25). O manganês está amplamente espalhado no solo e é encontrado em todas as plantas e

animais vivos. Foi estabelecido recentemente que o manganês é um componente dietético essencial. Entre os sintomas decorrentes da sua deficiência inclui-se o desenvolvimento ósseo anormal. O manganês é também necessário para a função dos ovários e testículos e seu efeito bioquímico tornou-se conhecido recentemente. O manganês funciona como um ativador de certos sistemas enzimáticos, mas a conexão com os sintomas da sua deficiência não está inteiramente clara.

Molibdênio (42). O molibdênio é necessário a todos os microorganismos fixadores de nitrogênio, aos vegetais superiores e aos animais. O molibdênio é um componente da enzima xantina oxidase, tendo portanto, um papel importante na oxidação de purinas em ácido úrico.

Silício (14). Sabe-se há muito tempo que o silício, o qual junto com o oxigênio é o elemento mais abundante na crosta terrestre, é essencial às plantas. Contudo, o conhecimento de que ele seja essencial ao crescimento e desenvolvimento normal é mais recente. Pintinhos deficientes em silício desenvolvem anormalidades ósseas e cranianas, aparentemente devido a um efeito sobre a matriz óssea de colágeno (Carlisle, 1977).

Estanho (50). Localizado na tabela periódica no mesmo grupo do carbono e silício, o estanho está entre as adições mais recentes à lista dos microelementos essenciais. Os sais inorgânicos deste elemento são necessários ao crescimento normal de ratos submetidos a dietas altamente purificadas com a adição de outros microelementos conhecidos (Schwarz e col., 1970).

Arsênico (33). Este elemento é provavelmente essencial a ratos e, por implicação, a outros animais. Quando submetidos a dietas com teores de arsênico extremamente baixos, ratos desenvolvem um pêlo áspero e crescem mais lentamente que animais controle. Eles também apresentam outros distúrbios, como o aumento do baço e hematócrito baixo. Por alguma razão desconhecida, os machos são consistentemente mais afetados que as fêmeas (Nielsen e col., 1975).

Selênio (34). O selênio, por causa de sua toxicidade, tem maior importância prática na nutrição animal do que como

um elemento essencial. Em algumas áreas geográficas, ele é encontrado no solo em concentrações tão altas que as plantas se tornam tóxicas aos animais domésticos e animais que pastam podem sofrer envenenamento agudo por selênio.

Contudo, o selênio é também um microelemento essencial; entre os sintomas da sua deficiência inclui-se a necrose hepática e a distrofia muscular. O papel bioquímico do selênio parece estar relacionado à função da vitamina E, que é necessária ao crescimento e reprodução normal de ratos.

Flúor (9). Até recentemente, o flúor não era classificado como essencial, apesar de alguns de seus efeitos fisiológicos serem bem conhecidos. Contudo, isso mudou quando foi descoberto que o flúor era essencial ao crescimento normal de ratos (Schwarz e Milne, 1972).

Sabe-se há muito tempo que o flúor está presente em pequenas quantidades nos dentes e nos ossos, em que o íon fluoreto está incorporado à matriz cristalina de fosfato de cálcio (apatita), o principal componente mineral. É duvidoso que o flúor seja essencial neste particular, mas ele torna os dentes mais resistentes às cáries dentais. A adição de flúor à água potável tem sido, portanto, recomendada como uma medida de saúde pública para reduzir a ocorrência de cáries. A medida é efetiva e as quantidades adicionadas são tão pequenas que não existem efeitos tóxicos registrados.

Contudo, em algumas áreas geográficas, o flúor está presente no suprimento natural de água em concentrações tão altas que causa uma anormalidade do esmalte dental, conhecida como “esmalte mosqueado”. Do ponto de vista estético, o esmalte mosqueado é indesejável, mas os dentes mosqueados são particularmente resistentes à cárie. Ingestões mais altas de flúor levam à deformação óssea e sérios envenenamentos; tais efeitos ocorreram perto de indústrias e refinarias onde o flúor é liberado na atmosfera.

Iodo (53). A importância fisiológica do iodo está relacionada a seu papel como componente dos hormônios tireoidianos. Eles aceleram o metabolismo celular e são necessários para o controle da taxa metabólica e crescimento normal dos vertebrados.

Sabe-se há muito tempo que a incidência do bócio humano (um aumento da glândula tireóide) está concen-

trada em áreas geográficas nas quais o conteúdo de iodo do solo é particularmente baixo. Esse aumento da tireóide parece ser uma resposta à deficiência de iodo e a adição de pequenas quantidades deste ao alimento (normalmente se acrescenta uma quantidade muito pequena de iodeto de sódio ao sal de cozinha comum) tem quase que eliminado esse sério problema de saúde pública.

As regiões deficientes em iodo são, na maior parte, áreas interioranas e montanhosas longe do oceano. A água do mar contém uma pequena quantidade de iodo e o borriço que entra na atmosfera através da ação das ondas é precipitada com a chuva, satisfazendo as necessidades do homem e outros animais, mesmo a centenas de quilômetros da costa.

Outros microelementos. Muitos elementos adicionais (p. ex., lítio, rubídio, berílio, estrôncio, alumínio, boro, germânio, bromo) estão amplamente presentes na matéria viva e podem ter importância funcional, apesar da falta de evidências definitivas. Alguns são altamente tóxicos, mas mesmo assim podem ser necessários em quantidades muito pequenas. Além disso, hoje em dia não há razão para acreditar que todos os animais tenham exatamente as mesmas necessidades de microelementos.

DEFESA QUÍMICA

Um meio de se evitar ser comido é tornar-se não-comestível. Este princípio simples é amplamente utilizado por plantas e animais. Os vegetais são os produtores primários na cadeia alimentar e como não conseguem fugir, estão sempre prontos para serem devorados.

Tornar-se não-comestível com o auxílio de compostos tóxicos é uma defesa bastante utilizada e um número surpreendente de plantas são venenosas para os animais. Seus “predadores”, por sua vez, desenvolveram mecanismos para evitar ou neutralizar essas defesas, de modo que dificilmente qualquer planta esteja completamente livre de inimigos (Whittaker e Feeny, 1971). Um exemplo de tal adaptação é a borboleta do repolho, cuja larva se alimenta de um grande número de plantas crucíferas (repolho, mostarda, etc.). Estas plantas contêm óleos de mostarda que são tóxicos ou letais às outras borboletas. Os óleos não são somente tolerados

pela larva da borboleta do repolho, mas também agem como atrativos que levam a borboleta adulta a depositar seus ovos nessas plantas.

Da mesma forma, os animais utilizam venenos e toxinas para se defenderem; para alguns (por exemplo, cobras, aranhas, escorpiões), o veneno serve ao mesmo tempo para defesa e como um mecanismo de ataque para apanhar a presa.

Alguns animais, ao mesmo tempo em que evitam as defesas químicas dos vegetais, aproveitam-se dos princípios tóxicos das plantas das quais se alimentam para tornarem-se desagradáveis ou não-comestíveis a seus predadores.

Venenos de plantas

Vários compostos vegetais afetam quase todos os sistemas fisiológicos. Podem agir na pele, sistema digestivo, sangue, várias partes do sistema nervoso, metabolismo, valor nutricional do alimento, sistemas hormonais e reprodutivos dos animais. A variedade de compostos e efeitos torna difícil uma classificação. Contudo, podem ser divididos em alguns grupos principais, em parte por causa das semelhanças químicas e das similaridades quanto aos efeitos. Alguns exemplos ilustrarão a imensa variedade de compostos e ações.

Alcalóides

Os alcalóides são provavelmente substâncias defensivas para os vegetais. Por exemplo, a cocaína em concentrações que ocorrem naturalmente nas folhas da planta da coca tem efeitos inseticidas, influenciando a neurotransmissão nos insetos. Vale notar que as folhas frescas e macias, que são as mais prováveis de serem comidas, têm o maior conteúdo de alcalóide, excedendo às vezes 1% do peso seco das folhas (Nathanson e col., 1993).

Outros alcalóides bastante conhecidos e altamente tóxicos são a estricnina e o curare, o veneno que os índios usam em suas flechas. A nicotina, que é amplamente utilizada pelo homem nos produtos derivados do tabaco, protege as folhas deste vegetal dos insetos. Os danos causados às folhas do tabaco selvagem cultivado provocam um aumento significativo no seu teor de alcalóides, evidentemente como uma resposta defensiva do vegetal contra o ataque (Baldwin, 1988).

Glicosídeos

Os glicosídeos são compostos que quando hidrolisados produzem uma ou mais moléculas de açúcar e uma variedade de outros compostos. Um dos mais conhecidos é a digitalina, uma droga importante no tratamento de certas doenças cardíacas. Ela é encontrada na dedaleira e é letal em dose muito elevada.

Diversas plantas contêm glicosídeos que, quando hidrolisados, produzem cianeto (HCN). Um dos mais conhecidos é o glicosídeo amigdalina, que se encontra nas amêndoas amargas e nas sementes de damasco, ameixa seca e cerejas. As sementes da maçã também contêm pequenas quantidades deste composto altamente tóxico. Para a maioria, isso não é importante, mas foi relatado que um homem que gostava muito de sementes de maçã guardou uma xícara cheia delas e depois de comê-las todas de uma só vez, morreu de envenenamento por cianeto (Kingsbury, 1964).

Um gênero alimentício importante de muitos países tropicais, a mandioca, libera tanto cianeto que mesmo o preparo dos tubérculos para comer envolve risco de envenenamento fatal. Os tubérculos são coletados e cortados em pedaços em água corrente e após o depósito dos grânulos de amido, o líquido venenoso é jogado fora. Entre alguns índios da América Central, o trabalho de preparar a mandioca é dado apenas aos mais velhos, presumivelmente porque sejam considerados descartáveis.

É interessante notar que o cianeto tem um odor forte de amêndoas amargas para alguns indivíduos e para outros é completamente inodoro. Esta diferença não é resultante de uma incapacidade de sentir o odor de “amêndoa amarga”, pois o benzaldeído, que para os que sentem o cheiro do cianeto o odor é bastante semelhante, tem o característico odor de “amêndoa amarga” para aqueles que não sentem o cheiro do cianeto. Os que não sentem o odor do cianeto, que são bastante comuns, devem ter cuidado caso tenham de usar esta substância perigosa, pois o olfato não lhes dará qualquer aviso.

Tanino

Os taninos estão entre os compostos vegetais defensivos mais amplamente distribuídos. Eles são compostos polifenólicos com sabor amargo, e também são adstringentes. Eles são tóxicos, servem para precipitar

as proteínas e reduzem a digestibilidade da matéria vegetal e das proteínas.

A ocorrência dos taninos demonstra uma competição contínua entre os vegetais e os herbívoros. Quando a lebre ártica do Alasca inspeciona os arbustos de salgueiro, o vegetal reage a este ataque produzindo novos brotos com um teor mais alto de tanino, que são extremamente desagradáveis ao paladar da lebre. Por sua vez, o herbívoro produz saliva que contém proteínas altamente específicas, que aglutinam e desintoxicam os taninos. O castor e o alce produzem proteínas salivares que aglutinam apenas nos taninos mais comuns em seus alimentos preferidos: salgueiro, álamo e bétula. A rena, que tem uma alimentação mais generalizada, produz proteínas salivares que aglutinam uma variedade mais ampla de taninos e o urso negro, que é onívoro, produz proteínas salivares que aglutinam todos os tipos de tanino (Hagerman e Robbins, 1993).

Óleos e resinas

Vários tipos de óleos e resinas são amplamente distribuídos nos vegetais e têm muitos efeitos diferentes. Uma dessas resinas, popularmente conhecida, é o princípio ativo na marijuana, canábis que, pelo seu efeito no sistema nervoso central, causa distorções no pensamento consciente e alucinações.

Outros óleos e resinas são irritantes à pele ou agem no trato gastrointestinal, causando vômito, diarreia e uma variedade de outros sintomas. Diversos compostos irritam o nariz e a boca, produzindo, desse modo, seus efeitos intimidativos mais rapidamente.

Ácido oxálico

O ácido oxálico é encontrado num grande número de plantas de famílias muito diferentes. Sua toxicidade aguda é devida ao fato de precipitar o cálcio na forma de oxalato de cálcio insolúvel. No envenenamento agudo, a concentração de cálcio no sangue é reduzida, causando sintomas nervosos, câibras musculares e lesão renal aguda.

Uma planta importante por causa de seu conteúdo de oxalato é a erva do gênero *Halogeton*, que é cada vez mais comum no oeste dos Estados Unidos. Mais de 30% do peso seco da planta pode ser de oxalato solúvel, que é altamente tóxico aos animais que pastam e tem matado praticamente milhares de ovelhas.

Duas plantas comumente consumidas pelo homem, o espinafre e o ruibarbo, pertencem à mesma família, *Chenopodiaceae*. Nenhuma das duas é normalmente consumida em quantidades suficientes para causar envenenamento. Contudo, as folhas do ruibarbo, que são ocasionalmente utilizadas como alimento, contêm mais ácido oxálico que o caule e têm causado várias mortes. Se grandes quantidades de espinafre forem consumidas diariamente, a precipitação de oxalato de cálcio no intestino reduzirá o cálcio disponível para absorção e pode, após um período, levar à deficiência deste elemento.

Inibidores enzimáticos

Algumas plantas, incluindo diversas pertencentes à família da ervilha, contêm substâncias que inibem a ação da tripsina, importante enzima proteolítica do pâncreas. Esses inibidores da tripsina são encontrados na soja, vagem, amendoim e em um grande número de plantas de outras famílias.

A maioria dos inibidores da tripsina são sensíveis ao calor e como o homem na maioria das vezes cozinha os alimentos, esses agentes têm pouca importância na nutrição humana. Contudo, os inibidores da tripsina reduzem a utilização de proteínas dos animais que consomem soja crua ou não tratada e derivados, sendo, portanto, importantes na agropecuária. Os efeitos nocivos podem ser reduzidos ou eliminados por meio de tratamentos com calor.

Compostos com efeitos hormonais

O repolho, a mostarda, o rabanete e várias outras plantas da família *Cruciferae* devem seu gosto picante aos óleos de mostarda, que são irritantes e podem até causar envenenamento fatal. Além disso, muitas contêm substâncias que inibem a função da glândula tireóide e causam um aumento desta, conhecido como bócio. Quando animais de laboratório são alimentados com dietas que contêm grandes quantidades de folhas de repolho ou nabos, eles desenvolvem bócio.

As substâncias antitireoidianas estão quimicamente relacionadas a drogas, tais como a tiouréia, usadas no tratamento da hiperatividade da tireóide. É bem conhecido que algumas pessoas acham o composto feniltiouréia extremamente amargo e outras acham-no sem sabor. A condição de não sentir gosto é herdada a partir de um gene recessivo.

Uma das substâncias antitireoidianas dos nabos e repolhos é igualmente insípida para alguns indivíduos e amarga para outros. Os indivíduos que sentem e os que não sentem gosto são equiparados aos que sentem e aos que não sentem o gosto da feniltiouréia (Boyd, 1950). Isso sugere um possível papel fisiológico para o gene responsável pelo paladar, o que poderia ajudar a evitar a ingestão de plantas que contêm agentes antitireoidianos.

Compostos que afetam a reprodução animal

Uma das estratégias de defesa utilizada pelas plantas é a de interferir na reprodução de seus inimigos por meio de compostos que interferem no sistema endócrino dos animais. Tanto insetos como vertebrados sofrem os efeitos.

Uma maneira é interferir no desenvolvimento normal dos insetos cujas larvas sofrem várias mudas antes de atingirem a forma adulta. Um hormônio, o juvenil, é essencial no direcionamento do desenvolvimento larval dos insetos, mas a mudança para a forma adulta madura depende da *ausência* deste hormônio. Diversas sempreverdes norte-americanas produzem substâncias que agem como o hormônio juvenil (ver Cap. 12) e o efeito é simples: os insetos não atingem a forma adulta e, portanto, não podem se reproduzir.

Muitos compostos sintéticos com os mesmos efeitos do hormônio juvenil foram desenvolvidos, alguns deles muito mais poderosos que os hormônios naturalmente existentes. Sob certas condições, eles podem ser usados como inseticidas potentes com efeitos mínimos sobre outros animais, incluindo os animais domésticos, que são insensíveis aos hormônios dos insetos. Uma desvantagem destes inseticidas é que são efetivos apenas durante um breve período, ou seja, durante o desenvolvimento do inseto imaturo até atingir a forma adulta.

Um efeito mais amplo é produzido por substâncias encontradas em plantas que têm atividade hormonal do tipo antijuvenil (Bowers e col., 1976). Elas são efetivas durante um período muito mais prolongado e descontrolam o desenvolvimento normal, assim como vários outros processos regulados pelo hormônio juvenil. A ação interrompe ou deprime a produção do hormônio juvenil; isto não apenas leva à metamorfose precoce, mas também interfere na indução da diapausa, desenvolvimento de ovos, produção de atrativos sexuais, etc. As subs-

tâncias prometem ser de grande interesse à medida que mais informações sobre seus efeitos fisiológicos sejam obtidas.

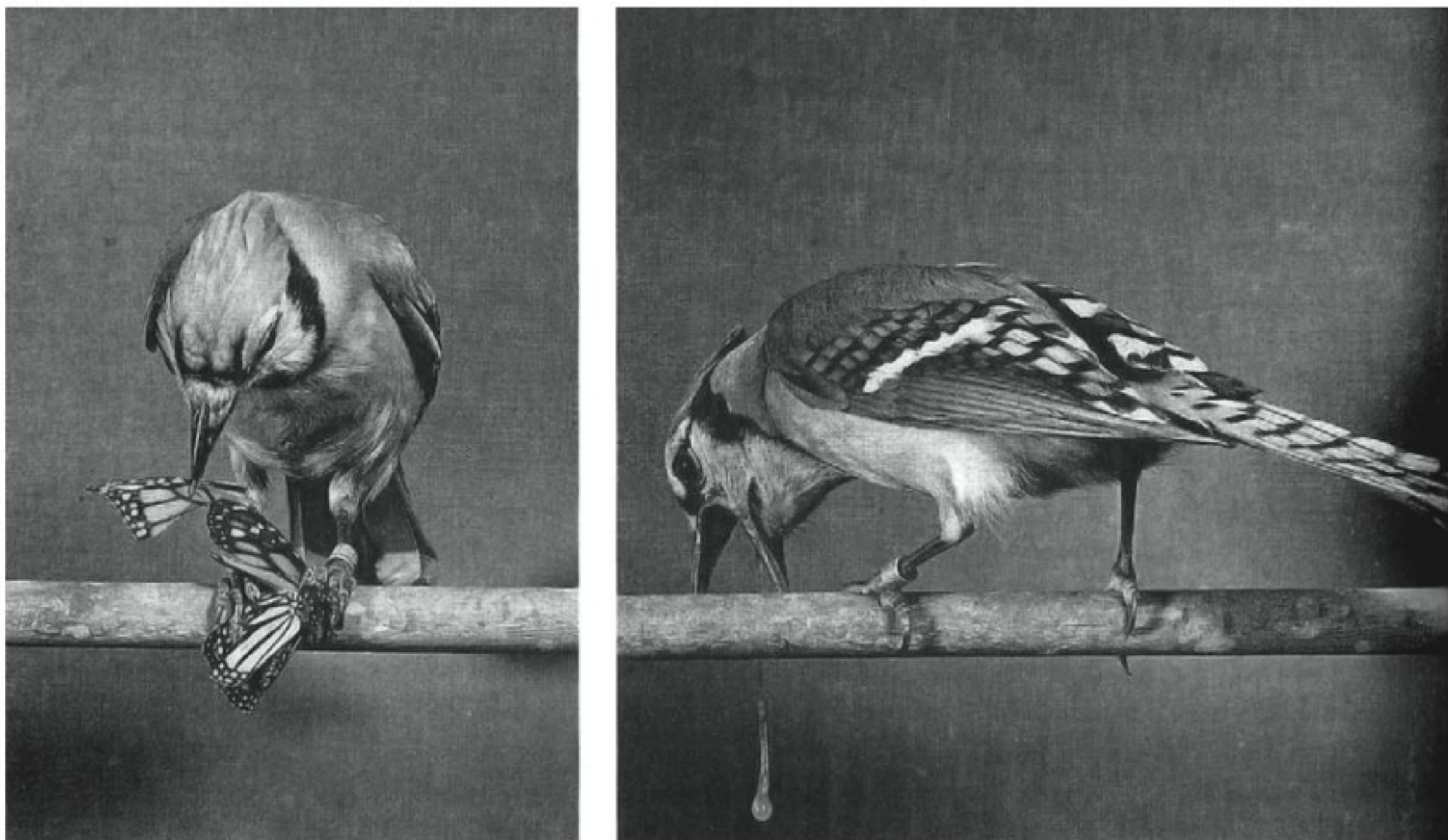
A reprodução dos vertebrados é também afetada por compostos de plantas que agem sobre o sistema endócrino. Diversas plantas que comumente são consumidas pelos animais que pastam, especialmente as da família da ervilha, contêm compostos biologicamente ativos com efeitos estrogênicos que imitam a atividade normal dos estrógenos animais. Esses estrógenos causam distúrbios reprodutivos nos rebanhos de ovelha e no gado e podem ser um fator de controle das populações de roedores selvagens.

Os efeitos nocivos dos estrógenos de plantas têm sido intensamente estudados na Austrália, onde são importantes na criação de ovelhas. Os animais que comem o trevo subterrâneo apresentam fertilidade diminuída, causada pela incapacidade de concepção, e o número de ovelhas grávidas, portanto, diminui drasticamente (Shutt, 1976).

Os estrógenos de plantas não são somente importantes à agropecuária, eles têm um papel muito mais importante na natureza. Nas regiões áridas da Califórnia, as plantas anuais produzem fitoestrógenos, nos anos secos. Quando as folhas são comidas pelo codorniz, esses compostos inibem a reprodução e evitam o nascimento de filhotes que durante a seca teriam alimento inadequado para consumir. Nos anos de chuva, as plantas crescem vigorosamente e a concentração de estrógeno é baixa; nesses anos, o codorniz reproduz de forma prolífera. A safra abundante de plantas e sementes assegura então a sobrevivência da população expandida. A relação estreita entre a reprodução animal e a produtividade vegetal é conhecida há muito tempo e o mecanismo é, pelo menos neste exemplo, um controle biológico natural bem ajustado do tamanho da população (Leopold e col., 1976).

Utilização animal dos venenos vegetais

A serralha comum, *Asclepias*, e outras plantas que pertencem à mesma família produzem glicosídeos cardíacos. Além de afetar o coração do animal que ingere essas plantas tóxicas, tais substâncias também afetam o centro nervoso cerebral que controla o vômito. Quando um animal come essa planta, o vômito normalmente ocorre antes de uma quantidade letal do veneno ser absorvido



REFEIÇÃO VENENOSA Um gaio azul inexperiente come uma borboleta monarca (esquerda). Os glicosídeos cardíacos venenosos que a larva da monarca obteve de seu alimento vegetal deixa o gaio azul violentamente doente (direita). O pássaro, provavelmente, nunca mais tentará comer uma monarca. (Cortesia de Lincoln Brower, Universidade da Flórida.)

e o efeito é limitado a um distúrbio gástrico bastante desagradável.

Apesar de sua toxicidade, as serralhas constituem o alimento exclusivo da larva de um grupo de insetos que inclui a borboleta monarca. Na natureza, muitos vertebrados que consomem insetos evitam estas borboletas e suas larvas pela simples razão de que elas acumulam as substâncias venenosas da serralha. Se um pássaro consumir apenas uma borboleta monarca fortemente colorida, ficará violentamente doente e nunca mais tentará comê-la. As borboletas desenvolveram dessa forma a habilidade de se alimentar de plantas venenosas e também de usar o veneno como proteção contra seus predadores (Brower e col., 1967).

O uso de substâncias tóxicas obtidas pela alimentação é bastante difundido entre os insetos, mas não é restrito a esta classe. Alguns animais marinhos se ali-

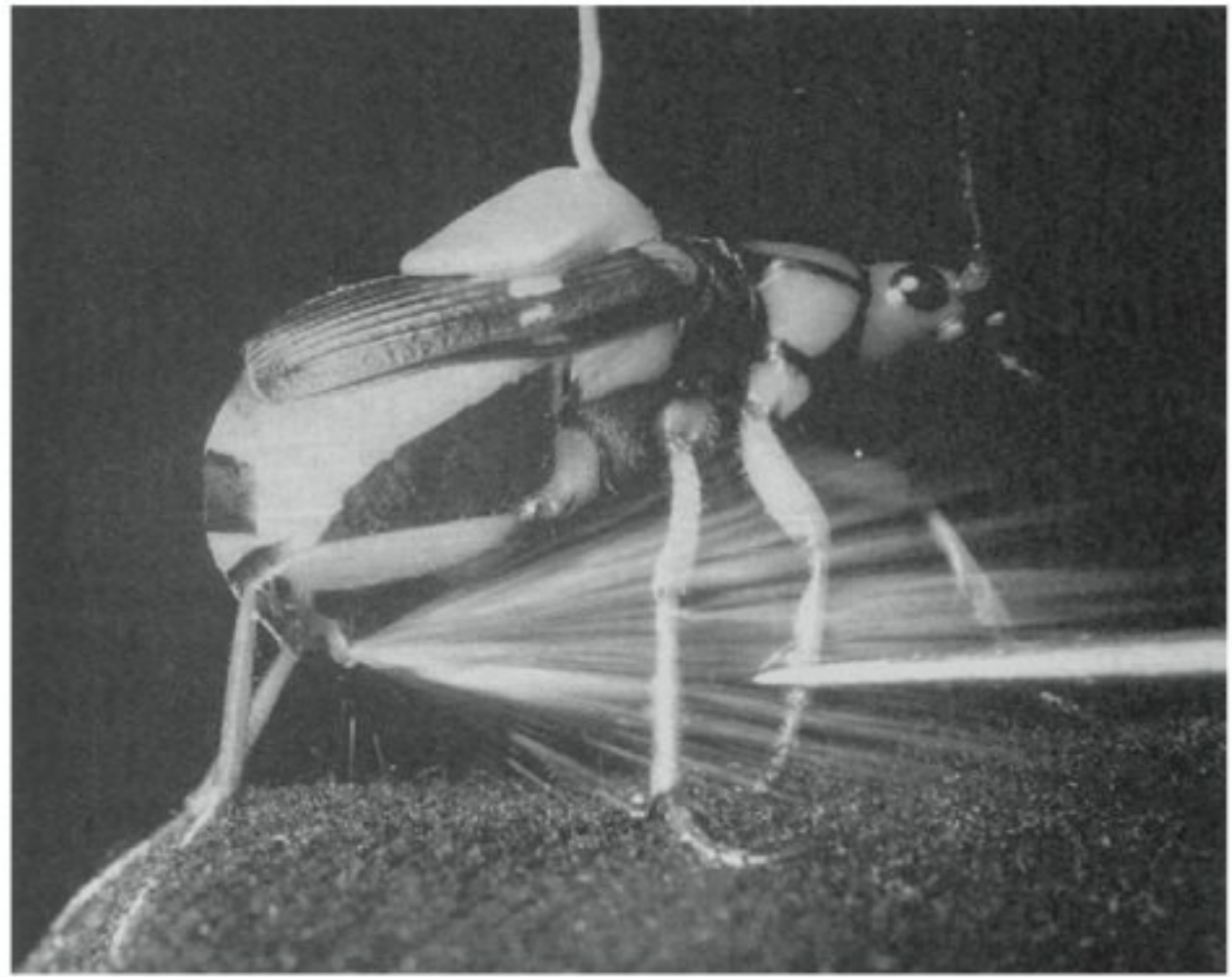
mentam de vários celenterados que, por sua vez, são bem protegidos por suas células urticantes, ou nematocistos.

Um celenterado bastante conhecido é a caravela, *Physalia*, que pode até ser letal aos nadadores que entram em contato com ele. Certas lesmas marinhas (moluscos nudibrânquios), que se alimentam da caravela, ingerem os tecidos que contêm nematocistos e os digerem sem desencadear a liberação do veneno. Os nematocistos são, ao invés disso, incorporados nos tecidos da lesma e servem como defesa contra os supostos peixes predadores (Thompson e Bennett, 1969).

Uso animal de venenos próprios

Os animais também usam uma ampla variedade de venenos e toxinas que eles próprios produzem. Exemplos bem conhecidos são cobras, escorpiões, aranhas,

BESOUROS BOMBARDEIROS Estes insetos se defendem com um jato químico, ejetado à temperatura de 100°C. O jato é direcionado ao atacante (p. ex., uma formiga que o está mordendo em uma das pernas). Esta fotografia mostra um besouro bombardeiro mantido no lugar para a pose por meio de um arame de metal fixado em suas costas. O jato é direcionado ao “atacante”, um par de fórceps usado para segurar uma das pernas. O besouro bombardeiro encontra-se em todas as principais regiões faunísticas do mundo, exceto na Oceania. A espécie apresentada aqui, *Stenaptinus insignis*, é do Quênia e tem aproximadamente 20 mm de comprimento. (Cortesia de Thomas Eisner e D. Aneshansley, Universidade de Cornell.)



abelhas e vespas. Entre os tipos mais incomuns de defesa incluem-se o cianeto de hidrogênio produzido pelos milípedes quando são perturbados (Eisner e col., 1963) e, mais dramático ainda, o jato químico ejetado a uma temperatura de 100°C pelo besouro bombardeiro (Aneshansley e col., 1969).

O besouro bombardeiro produz seu jato defensivo a partir de um par de glândulas que se abrem na extremidade abdominal. O jato é visível como uma névoa fina e a descarga ocorre com uma detonação audível. A glândula secretora é um aparelho com duas câmaras. O compartimento interno e maior contém uma solução de hidroquinona e peróxido de hidrogênio; o compartimento externo contém uma mistura enzimática de catalases e peroxidases. Quando o besouro faz a descarga, ele comprime o líquido do reservatório interno para dentro da câmara externa. Uma reação explosiva instantânea ocorre quando o peróxido de hidrogênio é decomposto pelas enzimas e as hidroquinonas são oxidadas com uma intensa liberação de calor. Sob a pressão do gás formado, a mistura é ejetada como um jato fino que tem um efeito fortemente repelente nos predadores. O besouro pode

soltar jatos repetidos e em rápida sucessão, podendo mirar a extremidade abdominal em qualquer direção em que seja atacado.

Ao resumir esta seção, podemos concluir que um número significativo de animais e plantas utilizam mecanismos de defesa química, produzindo seus venenos ou se aproveitando de compostos produzidos por outros. De fato, provavelmente somente uma minoria de organismos não é protegida de alguma forma contra pelo menos alguns inimigos em potencial.

REFERÊNCIAS

- Aneshansley, D. J., Eisner, T., Widom, J. M., and Widom, B. (1969) Biochemistry at 100 °C: Explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*). *Science* 165:61–63.
- Arp, A. J., and Childress, J. J. (1981a) Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm. *Science* 213:342–344.
- Arp, A. J., and Childress, J. J. (1981b) Functional characteristics

- of the blood of the deep-sea hydrothermal vent brachyuran crab. *Science* 214:559–560.
- Arp, A. J., Childress, J. J., and Vetter, R. D. (1987) The sulphide-binding protein in the blood of the vestimentiferan tube-worm, *Riftia pachyptila*, is the extracellular haemoglobin. *J. Exp. Biol.* 128:139–158.
- Baldwin, I. T. (1988) Short-term damage-induced increases in tobacco alkaloids protect plants. *Oecologia* 75:367–370.
- Barnes, R. H., Fiala, G., and Kwong, E. (1963) Decreased growth rate resulting from prevention of coprophagy. *Fed. Proc.* 22:125–133.
- Bauchop, T., and Martucci, R. W. (1968) Ruminantlike digestion of the langur monkey. *Science* 161:698–700.
- Benson, A. A., Lee, R. F., and Nevenzel, J. C. (1972) Wax esters: Major marine metabolic energy sources. *Biochem. Soc. (Lond.) Symp.*, no. 35, pp. 175–187.
- Berrill, N. J. (1929) Digestion in ascidians and the influence of temperature. *J. Exp. Biol.* 6:275–292.
- Birney, E. C., Jenness, R., and Hume, I. D. (1980) Evolution of an enzyme system: Ascorbic acid biosynthesis in monotremes and marsupials. *Evolution* 34:230–239.
- Bjorndal, K. A. (1979) Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the green turtle, *Chelonia mydas*. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A:127–133.
- Blair-West, J. R., Coghlan, J. P., Denton, D. A., and Wright, R. D. (1967) Effect of endocrines on salivary glands. In *Handbook of Physiology*, sect 6, *Alimentary Canal*, vol II, *Secretion* (C. F. Code, ed.), pp. 633–664. Washington, D. C.: American Physiological Society.
- Block, R. J., Stekol, J. A. and Loosli, J. K. (1951) Synthesis of sulfur amino acids from inorganic sulfate by ruminants. 2. Synthesis of cystine and methionine from sodium sulfate by the goat and by the microorganisms of the rumen of the ewe. *Arch. Biochem. Biophys.* 33:353–363.
- Bowen, W. D., Oftedal, O. T., and Boness, D. J. (1985) Birth to weaning in 4 days: remarkable growth in the hooded seal, *Cystophora cristata*. *Can. J. Zool.* 63:2841–2846.
- Bowers, W. S., Ohta, T., Cleere, J. S., and Marsella, P. A. (1976) Discovery of insect anti-juvenile hormones in plants. *Science* 193:542–547.
- Boyd, W. C. (1950) Taste reactions to antithyroid substances. *Science* 112:153.
- Brooks, J. M., Kennicutt II, M. C., Fisher, C. R., Macko, S. A., Cole, K., Childress, J. J., Bidigare, R. R., and Vetter, R. D. (1987) Deep-sea hydrocarbon seep communities: Evidence for energy and nutritional carbon sources. *Science* 238:1138–1142.
- Brower, L. P., Brower, J. V. Z., and Corvino, J. M. (1967) Plant poisons in a terrestrial food chain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 57:893–898.
- Carlisle, E. M. (1977) A silicon requirement for normal skull formation. *Fed. Proc.* 36:1123.
- Carpenter, E. J., and Culliney, J. L. (1975) Nitrogen fixation in marine shipworms. *Science* 187:551–552.
- Cary, S. C., Fisher, C. R., and Felbeck, H. (1988) Mussell growth supported by methane as sole carbon and energy source. *Science* 240:78–80.
- Cavanaugh, C. M., Gardiner, S. L., Jones, M. L., Jannasch, H. W., and Waterbury, J. B. (1981) Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible chemoautotrophic symbionts. *Science* 213:340–342.
- Chapman, R. F. (1982) *The Insects: Structure and Function*, 4th ed. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 919 pp.
- Cleveland, L. R. (1925) Toxicity of oxygen for protozoa in vivo and in vitro: Animals defaunated without injury. *Biol. Bull.* 48:455–468.
- Denis, G., Jeuniaux, Ch., Gerebtzoff, M. A., and Goffart, M. (1967) La digestion stomacale chez un paresseux: L'unau *Choloepus hoffmanni* Peters. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.* 97:9–29.
- Dominguezbello, M. G., Lovera, M., Saurez, P., and Michelangeli, F. (1993) Microbial digestive symbionts of the crop of the hoatzin. *Physiol. Zool.* 66(3): 374–383.
- Eisner, T., Eisner, H. E., Hurst, J. J., Kafatos, F. C., and Meinwald, J. (1963) Cyanogenic glandular apparatus of a millipede. *Science* 139:1218–1220.
- Eskew, D. L., Welch, R. M., and Cary, E. E. (1983) Nickel: An essential micronutrient for legumes and possibly for higher plants. *Science* 222:621–623.
- Felbeck, H. (1981) Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera). *Science* 213:336–338.
- Felbeck, H. (1983) Sulfide oxidation and carbon fixation by the gutless clam *Solemya reidi*: An animal-bacteria symbiosis. *J. Comp. Physiol.* 152:3–11.
- Ferguson, J. C. (1982) A comparative study of the net metabolic benefits derived from the uptake and release of free amino acids by marine invertebrates. *Biol. Bull.* 162:1–17.
- Florkin, J., and Lozet, F. (1949) Origine bactérienne de la cellulase du contenu intestinal de l'escargot. *Arch. Int. Physiol.* 57:201–207.
- French, J. R. J., Turner, G. L., and Bradbury, J. F. (1976) Nitrogen fixation by bacteria from the hindgut of termites. *J. Gen. Microbiol.* 95:202–206.

- Friedmann, H., Kern, J., and Hurst, J. H. (1957) The domestic chick: A substitute for the honeyguide as a symbiont with cerolytic microorganisms. *Am. Nat.* 91:321–325.
- Grassé, P.-P. (1955) *Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie*, vol. 17, fasc. 2; Mammifères, pp. 1173–2300. Paris: Masson.
- Greenfield, L. J., and Lane, C. E. (1953) Cellulose digestion in *Teredo*. *J. Biol. Chem.* 204:669–672.
- Griffiths, M., and Davies, D. (1963) The role of the soft pellets in the production of lactic acid in the rabbit stomach. *J. Nutr.* 80:171–180.
- Hackstein, J. H. P., and Stumm, C. K. (1994) Methane production in terrestrial arthropods. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:5441–5445.
- Hagerman, A. E., and Robbins, C. T. (1993) Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Can. J. Zool.* 71:628–633.
- Hervey, G. R. (1969) Regulation of energy balance. *Nature, Lond.* 222:629–631.
- Houpt, T. R. (1959) Utilization of blood urea in ruminants. *Am. J. Physiol.* 197:115–120.
- Houpt, T. R. (1963) Urea utilization by rabbits fed a low-protein ration. *Am. J. Physiol.* 205:1144–1150.
- Hungate, R. E. (1942) The culture of *Eudiplodinium neglectum*, with experiments on the digestion of cellulose. *Biol. Bull.* 83:303–319.
- Hungate, R. E. (1955) Mutualistic intestinal protozoa. In *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, vol. II (S. H. Hutner and A. Lwoff, eds.), pp. 159–199. New York: Academic Press.
- Jørgensen, C. B. (1976) August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments. *Biol. Rev.* 51:291–328.
- Karl, D. M., Wirsén, C. O., and Jannasch, H. W. (1980) Deep-sea primary production at the Galápagos hydrothermal vents. *Science* 207:1345–1347.
- Kenagy, G. J., and Hoyt, D. F. (1980) Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. *Oecologia (Berl.)* 44:403–409.
- Kingsbury, J. M. (1964) *Poisonous Plants of the United States and Canada*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall. 626 pp.
- Kinnear, J. E., and Main, A. R. (1975) The recycling of urea nitrogen by the wild tammar wallaby (*Macropus eugenii*), a “ruminant-like” marsupial. *Comp. Biochem. Physiol.* 51A:793–810.
- Lambremont, E. N., Fisk, R. W., and Ashrafi, S. (1959) Pepsin-like enzyme in larvae of stable flies. *Science* 129:1484–1485.
- Lasker, R., and Giese, A. C. (1956) Cellulose digestion by the silverfish *Ctenolepisma lineata*. *J. Exp. Biol.* 33:542–553.
- Leopold, A. S., Erwin, M., Oh, J., and Browning, B. (1976) Phytoestrogens: Adverse effects on reproduction in California quail. *Science* 191:98–100.
- Loosli, J. K., Williams, H. H., Thomas, W. E., Ferris, F. H., and Maynard, L. A. (1949) Synthesis of amino acids in the rumen. *Science* 110:144–145.
- Lutz, R. A., Shank, T. M., Fornari, D. J., Haymon, R. M., Lilley, M. D., Von Damm, K. L., and Desbruyeres, D. (1994) Rapid growth at deep-sea vents. *Nature* 371:663–664.
- Manahan, D. T., Wright, S. H., Stephens, G. C., and Rice, M. A. (1982) Transport of dissolved amino acids by the mussel *Mytilus edulis*: Demonstration of net uptake from natural seawater. *Science* 215:1253–1255.
- Matthews, L. H., and Parker, H. W. (1950) Notes on the anatomy and biology of the basking shark (*Cetorhinus maximus* (Gunner)). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 120:535–576.
- McBee, R. H., and West, G. C. (1969) Cecal fermentation in the willow ptarmigan. *Condor* 71:54–58.
- Mertz, W. (1969) Chromium occurrence and function in biological systems. *Physiol. Rev.* 49:163–239.
- Mertz, W. (1981) The essential trace elements. *Science* 213:1332–1338.
- Moir, R. J., Somers, M., and Waring, H. (1956) Studies on marsupial nutrition. 1. Ruminant-like digestion in a herbivorous marsupial (*Setonix brachyurus* Quoy and Gaimard). *Aust. J. Biol. Sci.* 9:293–304.
- Muscatine, L., and Lenhoff, H. M. (1965) Symbiosis of hydra and algae. 2. Effects of limited food and starvation on growth of symbiotic and aposymbiotic hydra. *Biol. Bull.* 129:316–328.
- Nathanson, J. A., Hunnicutt, E. J., Kantham, L., and Scavone, C. (1993) Cocaine as a naturally occurring insecticide. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90:9645–9648.
- Nielsen, F. H., Givand, S. H., and Myron, D. R. (1975) Evidence of a possible requirement for arsenic by the rat. *Fed. Proc.* 34:923.
- Odum, H. T. (1957) Biogeochemical deposition of strontium. *Univ. Texas Publ. Inst. Mar. Sci.* 4:38–114.
- Pardy, R. L., and Dieckmann, C. (1975) Oxygen consumption in the symbiotic hydra *Hydra viridis*. *J. Exp. Zool.* 194:373–378.
- Prévost, J., and Vilter, V. (1962) Histologie de la sécrétion oesophagienne du Manchot Empereur. In *Proceedings, 13th International Ornithologic Congress*, vol. 2. pp. 1085–1094. Baton Rouge, La.: American Ornithologists' Union.
- Roby, D. D., Place, A. R., and Ricklefs, R. E. (1986)

- Assimilation and deposition of wax esters in planktivorous seabirds. *J. Exp. Zool.* 238:29–41.
- Rose, W. C. (1938) The nutritive significance of the amino acids. *Physiol. Rev.* 18:109–136.
- Rose, W. C. (1949) Amino acid requirements of man. *Fed. Proc.* 8:546–552.
- Rozin, P., and Mayer, J. (1961) Regulation of food intake in the goldfish. *Am. J. Physiol.* 201:968–974.
- Sargent, J. R., and Gatten, R. R. (1976) The distribution and metabolism of wax esters in marine invertebrates. *Biochem. Soc. (Lond.) Trans.* 4:431–433.
- Schmidt-Nielsen, B., Schmidt-Nielsen, K., Houpt, T. R., and Jarnum, S. A. (1957) Urea excretion in the camel. *Am. J. Physiol.* 188:477–484.
- Schmidt-Nielsen, K. (1986) Why milk? *News Physiol. Sci.* 1:140–142.
- Schoenheimer, R. (1964) *The Dynamic State of Body Constituents*. New York: Hafner. 78pp.
- Schwarz, K., and Milne, D. B. (1971) Growth effects of vanadium in the rat. *Science* 174:426–428.
- Schwarz, K., and Milne, D. B. (1972) Fluorine requirement for growth in the rat. *Bioinorg. Chem.* 1:331–338.
- Schwarz, K., Milne, D. B., and Vinyard, E. (1970) Growth effects of tin compounds in rats maintained in a trace-element-controlled environment. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 40:22–29.
- Shutt, D. A. (1976) The effects of plant oestrogens on animal production. *Endeavour* 35:110–113.
- Smith, D., Muscatine, L., and Lewis, D. (1969) Carbohydrate movement from autotrophs to heterotrophs in parasitic and mutualistic symbiosis. *Biol. Rev.* 44:17–90.
- Taylor, M. W., and Medici, J. C. (1966) Amino acid requirements of grain beetles. *J. Nutr.* 88:176–180.
- Thacker, E. J., and Brandt, C. S. (1955) Coprophagy in the rabbit. *J. Nutr.* 55:375–385.
- Thompson, T. E., and Bennett, I. (1969) Physalia nematocysts: Utilized by mollusks for defense. *Science* 166:1532–1533.
- Trager, W. (1932) A cellulase from the symbiotic intestinal flagellates of termites and of the roach, *Cryptocerus punctulatus*. *Biochem. J.* 26:1762–1771.
- Troyer, K. (1982) Transfer of fermentative microbes between generations in a herbivorous lizard. *Science* 216:540–542.
- Trytek, R. E., and Allen, W. V. (1980) Synthesis of essential amino acids by bacterial symbionts in the gills of the shipworm *Bankia setacea* (Tryon). *Comp. Biochem. Physiol.* 67A:419–427.
- Tunncliffe, V. (1992) Hydrothermal-vent communities of the deep sea. *Am. Sci.* 80:336–349.
- Turekian, K. K., Cochran, J. K., Kharkaar, D. P., Cerrato, R. M., Vaišnys, J. R., Sanders, H. L., Grassle, J. F., and Allen, J. A. (1975) Slow growth of a deep-sea clam determined by ²²⁸Ra chronology. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 72:2829–2832.
- Turekian, K. K., Cochran, J. K., and Nozaki, Y. (1979) Growth rate of a clam from the Galápagos Rise hot spring field using natural radionuclide ratios. *Nature, Lond.* 280:385–387.
- Wainwright, P. F., and Mann, K. H. (1982) Effect of antimicrobial substances on the ability of the mysid shrimp *Mysis stenolepis* to digest cellulose. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7:309–313.
- Waterbury, J. B., Calloway, C. B., and Turner, R. D. (1983) A cellulolytic nitrogen-fixing bacterium cultured from the gland of Deshayes in shipworms (Bivalvia: Teredinidae). *Science* 221:1401–1403.
- Webb, K. L., DuPaul, W. D., Wiebe, W., Sottile, W., and Johannes, R. E. (1975) Enewetak (Eniwetok) atoll: Aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 20:198–210.
- Weis-Fogh, T. (1952) Fat combustion and metabolic rate of flying locusts (*Schistocerca gregaria* Forskål). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 237:1–36.
- White, A., Handler, P., and Smith, E. L. (1964) *Principles of Biochemistry*, 3d ed. New York: McGraw-Hill. 1106 pp.
- Whittaker, R. H., and Feeny, P. P. (1971) Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171:757–770.
- Wigglesworth, V. B. (1949) The utilization of reserve substances in *Drosophila* during flight. *J. Exp. Biol.* 26:150–163.
- Wright, R. T., and Hobbie, J. E. (1966) Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology* 47:447–464.
- Wright, S. H., and Manahan, D. T. (1989) Integumental nutrient uptake by aquatic organisms. *Ann. Rev. Physiol.* 51:585–600.

LEITURAS COMPLEMENTARES

American Society of Zoologists (1982) The role of uptake of organic solutes in nutrition of marine organisms: Symposium. *Am. Zool.* 22:609–733.

- American Society of Zoologists (1995) Life with Sulfide: Symposium. *Am. Zool.* 35:81–185.
- Bels, V. L., Chardon, M., and Vandewalle, P. (eds.) (1994) *Biomechanics of Feeding in Vertebrates. Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol. 18. Berlin: Springer-Verlag. 362 pp.
- Bender, D. A. (1992) *Nutritional Biochemistry of the Vitamins*. Cambridge: Cambridge University Press. 431 pp.
- Bücherl, W., Buckley, E. E., and Deulofeu, V. (eds.) (1968, 1971) *Venomous Animals and Their Venoms*, vol. 1, 707 pp. (1968); vol. 2, 687 pp. (1971); vol. 3, 537 pp. (1971). New York: Academic Press.
- Crawford, M. A. (ed.) (1968) *Comparative Nutrition of Wild Animals*. Symposium, Zoological Society of London, no. 21. London: Academic Press. 429 pp.
- Eisner, T. (1970) Chemical defense against predation in arthropods. In *Chemical Ecology* (E. Sondheimer and J. Simeone, eds.), pp. 157–217. New York: Academic Press.
- Eisner, T. A., and Meinwald, J. (eds.) (1995) *Chemical Ecology: The Chemistry of Biotic Interaction*. Washington, D. C.: National Academy Press. 214 pp.
- Fowden, K., Garton, G. A., and Mills, C. F. (eds.) (1981) Metabolic and physiological consequences of trace element deficiency in animals and man. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 294:1–213.
- Gage, J. D., and Tyler, P. A. (1991) *Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-sea Floor*. Cambridge: Cambridge University Press. 504 pp.
- Goreau, T. F., Goreau, N. I., and Yonge, C. M. (1973) On the utilization of photosynthetic products from zooxanthellae and of a dissolved amino acid in *Tridacna maxima* f. *elongata*. (Mollusca: Bivalvia). *J. Zool. Lond.* 169: 417–454.
- Halver, J. E. (ed.) (1972) *Fish Nutrition*. New York: Academic Press. 714 pp.
- Hammond, K. A., Konarzewski, M., Torres, R. M., and Diamond, J. (1994) Metabolic ceilings under a combination of peak energy demands. *Physiol. Zool.* 67:1479–1506.
- Harborne, J. B. (1993) *Introduction to Ecological Biochemistry*, 4th ed. London: Academic Press. 318 pp.
- Hume, I. D. (1982) *Digestive physiology and nutrition of marsupials*. Cambridge: Cambridge University Press. 256 pp.
- Jannasch, H. W. (1985) The chemosynthetic support of life and the microbial diversity at deep-sea hydrothermal vents. *Proc. R. Soc. Lond. B* 225:227–297.
- Jørgensen, C. B. (1975) Comparative physiology of suspension feeding. *Annu. Rev. Physiol.* 37:57–79.
- Labov, J. B. (1977) Phytoestrogens and mammalian reproduction. *Comp. Biochem. Physiol.* 57A:3–9.
- Leschine, S. B., Holwell, K., and Canale-Parola, E. (1988) Nitrogen fixation by anaerobic cellulolytic bacteria. *Science* 242:1157–1159.
- Liener, I. E. (1969) *Toxic Constituents of Plant Foodstuffs*. New York: Academic Press. 500 pp.
- McDowell, L. R. (1992) *Minerals in Animal and Human Nutrition*. San Diego, CA: Academic Press. 524 pp.
- Oftedal, O. T. (1984) Milk consumption, milk yield, and energy output at peak lactation: a comparative review. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 51:33–85.
- Powell, M. A., and Somero, G. N. (1986) Adaptations to sulfide by hydrothermal vent animals: Sites and mechanisms of detoxification and metabolism. *Biol. Bull.* 171:274–290.
- Rosenthal, G. A., and Berenbaum, M. R. (1991) *Herbivores, their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. San Diego, CA: Academic Press. 2 vols. 961 pp.
- Ruckebusch, Y., and Thivend, P. (eds.) (1980) *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants*. Westport, Conn.: AVI. 854 pp.
- Southward, E. C. (1987) Contribution of symbiotic chemoautotrophs to the nutrition of benthic invertebrates. In *Microbes in the Sea* (M. A. Sleight, ed.) pp. 83–118. New York: Wiley. 241 pp.
- Stevens, C. E. (1988) *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System*. Cambridge: Cambridge University Press. 300 pp.
- Stevens, C. E., and Hume, I. D. (1995) *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 400 pp.
- Underwood, E. J. (1987) *Trace Elements in Humans and Animal Nutrition*, 5th ed. (Walter Mertz, ed.) Orlando, FL: Academic Press. 480 pp.
- Vonk, H. J., and Western, J. R. H. (1984) *Comparative Biochemistry and Physiology of Enzymatic Digestion*. London: Academic Press. 512 pp.
- Wright, S. H., and Manahan, D. T. (1989) Integumental nutrient uptake by aquatic organisms. *Annu. Rev. Physiol.* 51:585–600.

5

METABOLISMO ENERGÉTICO

O capítulo anterior tratou dos alimentos e da alimentação; este capítulo tratará da utilização dos alimentos no fornecimento de energia. Os animais precisam de energia química para realizar suas várias funções e o uso desta é com frequência denominado *metabolismo energético*.

Os animais obtêm energia principalmente por meio da oxidação dos alimentos. A quantidade de oxigênio que eles consomem pode, portanto, ser usada como uma medida do metabolismo energético. A maior parte deste capítulo está voltada para a taxa de *consumo de oxigênio* que, em geral, significa a *taxa do metabolismo energético*.

Contudo, nem sempre isso acontece. Alguns animais podem viver na ausência do oxigênio livre. Eles também utilizam energia química para suas necessidades energéticas, embora as vias metabólicas sejam diferentes. Tais processos metabólicos são conhecidos como *metabolismo anaeróbio*. Essa situação é normal para vários animais

que vivem em ambientes pobres em oxigênio ou que toleram a falta prolongada ou permanente de oxigênio. Eles obtêm energia através de processos que não utilizam oxigênio molecular.

Os processos que requerem energia e as reações no organismo vivo utilizam uma fonte comum de energia, o *trifosfato de adenosina* (ATP). Esse composto ubíquo, por meio da hidrólise de uma ligação de fosfato “rica em energia”, é a fonte de energia imediata para processos como a contração muscular, o movimento ciliar, a luminescência dos vaga-lumes, a descarga do peixe elétrico, os processos de transporte celular, todos os tipos de reações de síntese e assim por diante.

A molécula de ATP é formada nas várias etapas geradoras de energia na oxidação dos alimentos e também em processos anaeróbios geradores de energia. O ATP é o intermediário universal no fluxo da energia química dos alimentos para os processos que requerem energia nos organismos aeróbios e nos anaeróbios.

TAXA METABÓLICA

A taxa metabólica refere-se ao metabolismo de energia por unidade de tempo.* Ela pode, em princípio, ser determinada de três modos diferentes.

No *primeiro*, calcula-se a diferença entre o *valor energético de todo o alimento* ingerido e o valor energético de todos os excrementos (principalmente fezes e urina). Esse método supõe que não haja alteração na composição do organismo. Portanto, ele não pode ser usado para os organismos em crescimento ou em organismos que têm um aumento ou diminuição nas reservas de gordura ou de outro material. O método é tecnicamente problemático e é preciso apenas se realizado durante um período suficientemente longo de observação para garantir que o organismo não tenha tido alterações significativas de tamanho e composição.

O *segundo* método de determinação da taxa metabólica é feito a partir da *produção total de calor* do organismo. Esse método fornece informações sobre todo o combustível utilizado e, em princípio, é o método mais preciso. Na prática, as determinações são feitas com o organismo dentro de um calorímetro. Isso pode gerar resultados muito precisos, mas tecnicamente é um procedimento complexo. Itens como o aquecimento dos alimentos ingeridos e a vaporização da água devem entrar no cômputo total do calor. Ainda, se o organismo realizar qualquer trabalho externo que não apareça como calor, esse trabalho deve ser acrescentado ao cômputo total. Suponha, por exemplo, que uma pessoa dentro de um grande calorímetro levante uma tonelada de tijolos do chão para a mesa. O aumento da energia potencial dos tijolos é derivado do metabolismo energético da pessoa e poderá ser liberado como calor se os tijolos forem para baixo novamente.

A *terceira* medida que pode ser usada para determinar a taxa metabólica é a *quantidade de oxigênio usada* nos processos de oxidação, desde que haja informações

sobre quais substâncias foram oxidadas (e não haja metabolismo anaeróbio).

A determinação do consumo de oxigênio é tecnicamente fácil e é comumente usada para a estimativa das taxas metabólicas, de modo que os dois termos são usados de modo intercambiável. Obviamente, isso não é correto; por exemplo, um organismo anaeróbio tem consumo de oxigênio zero, mas certamente não tem taxa metabólica zero!

A razão pela qual o consumo de oxigênio pode ser usado como uma medida prática da taxa metabólica decorre do fato de que a quantidade de calor produzido para cada litro de oxigênio usado no metabolismo permanece quase constante, independente de gordura, carboidrato ou proteína serem oxidados (Tab. 5.1, coluna c). O número mais alto (5,0 kcal por litro de O₂ para o metabolismo de carboidrato) e o mais baixo (4,5 kcal por litro de O₂ para proteína) diferem em apenas 10% e tornou-se hábito usar um valor médio de 4,8 kcal por litro de O₂ como medida da taxa metabólica.[†] O maior erro que resulta do uso desse número médio seria de 6%, mas, se o combustível metabólico for uma mistura dos alimentos comuns (carboidrato, gordura e proteína), o erro, em geral, será insignificante. A maioria das determinações das taxas metabólicas não é muito precisa de qualquer forma, não porque a aparelhagem disponível seja inerentemente imprecisa, mas porque os níveis de atividade animal e outras funções fisiológicas tendem a variar muito.

Embora 1 litro de oxigênio forneça quantidades similares de energia para os 3 principais alimentos, cada grama de alimento fornece uma quantidade muito diferente de energia. A energia derivada da oxidação de 1 g de gordura é mais que o dobro da oxidação de 1 g de carboidrato ou proteína (Tab. 5.1, coluna a).

*A palavra metabolismo nem sempre refere-se ao metabolismo energético. Por exemplo, o termo *metabolismo do ferro* refere-se ao papel fisiológico do ferro - consumo, absorção, armazenagem, síntese de hemoglobina, excreção, etc. Outro exemplo, o termo *metabolismo intermediário* refere-se a todas as reações bioquímicas que ocorrem no organismo vivo, por exemplo, o ciclo de Krebs. Neste capítulo, o termo significa metabolismo energético.

[†] A unidade tradicional para o calor, a caloria (cal), não faz parte do Sistema Internacional de Unidades (o Sistema SI). Contudo, é usada universalmente nas tabelas fisiológicas, livros e outras publicações e não seria prático não mantê-la neste livro. A unidade de energia do Sistema SI é o joule (J) e a caloria é definida como 1 cal = 4,184 J (1 kcal = 4,184 kJ). Além disso, 1 cal é a quantidade de calor necessária para aquecer um grama de água de 14,5°C a 15,5°C e 1 kcal = 1.000 cal. Em geral, especialmente nos livros elementares e escritos populares, a caloria e a quilocaloria são confundidas. Às vezes, uma quilocaloria é chamada de “caloria grande” e é escrita “Cal”. Como a caloria é uma unidade precisamente definida, é desnecessário usar o termo calorias “grande” e “pequena”. Para obter informações adicionais sobre o uso de símbolos e unidades, ver Apêndice A.

Tabela 5.1 Calor produzido e oxigênio consumido no metabolismo de alimentos comuns. Os valores para as proteínas dependem de o produto metabólico final ser uréia ou ácido úrico. A proporção entre dióxido de carbono e oxigênio usada é conhecida como quociente respiratório (QR). (Dados baseados em Lusk, 1931; King, 1957.)

Alimento	(a) kcal g ⁻¹	(kJ g ⁻¹)	(b) litro O ₂ g ⁻¹	(c) kcal por litro O ₂	(kJ por litro O ₂)	(d) QR = $\frac{\text{CO}_2 \text{ formado}}{\text{O}_2 \text{ usado}}$
Carboidrato	4,2	(17,6)	0,84	5,0	(20,9)	1,00
Gordura	9,4	(39,3)	2,0	4,7	(19,7)	0,71
Proteína (uréia)	4,3	(18,0)	0,96	4,5	(18,8)	0,81
Proteína (ácido úrico)	4,25	(17,8)	0,97	4,4	(18,4)	0,74

O alto valor energético da gordura é amplamente conhecido. A consequência mais importante, do ponto de vista biológico, é que a energia armazenada como gordura adiciona menos ao peso e ao volume do animal.

Muitos de vocês podem estar interessados em saber que o valor energético do álcool também é bastante alto, quase 7 kcal g⁻¹. Essa é a razão pela qual as pessoas que querem perder peso por meio de dieta evitam o álcool; outra razão é que o álcool enfraquece rapidamente a resolução de consumir poucos alimentos e, assim, contribui ainda mais para a falta de sucesso no controle do consumo de energia.

O valor energético dado para a proteína, 4,3 kcal g⁻¹, difere do valor de combustão determinado para as proteínas no laboratório de química, que em geral é de 5,3 kcal g⁻¹. A razão é que a proteína não é completamente oxidada no corpo. Os mamíferos excretam o nitrogênio dos aminoácidos como uréia, CO(NH₂)₂, um composto orgânico cujo valor de combustão é responsável pela diferença. Essa diferença deverá ser considerada se o balanço energético de um animal for calculado a partir dos valores de combustão determinados pelo emprego de bomba calorimétrica.

A quantidade de oxigênio necessária para oxidar 1 g de gordura é mais que o dobro daquela necessária para a oxidação de carboidrato e proteína (Tab. 5.1, coluna b). Em associação à alta energia gerada pela gordura, o resultado é que a energia por litro de oxigênio é aproximadamente a mesma para gordura, carboidrato e proteína (ver acima).

A última coluna na tabela 5.1 mostra a razão entre o dióxido de carbono formado e o oxigênio utilizado no metabolismo. A razão, conhecida como *quociente respiratório (QR)* ou *razão de troca respiratória (R)*, é um conceito importante na fisiologia metabólica.

O QR fornece informações sobre o combustível usado no metabolismo. Em geral, o QR encontra-se entre 0,7 e 1,0. Um QR próximo a 0,7 sugere principalmente metabolismo de gordura; um QR próximo de 1,0 sugere primariamente metabolismo de carboidrato. Para um QR intermediário, é mais difícil dizer que alimentos foram metabolizados; pode ser proteína, uma mistura de gorduras e carboidratos ou uma mistura dos três. É possível, contudo, determinar a quantidade de proteína metabolizada a partir da excreção de nitrogênio (uréia em mamíferos, ácido úrico em pássaros e répteis) e a partir desse conhecimento podemos calcular qual fração do consumo de oxigênio e produção de dióxido de carbono pode ser atribuída ao metabolismo de proteína. O restante das trocas gasosas é atribuível ao metabolismo de gorduras e carboidratos e a quantidade relativa a cada um pode, então, ser calculada. A partir das determinações do consumo de oxigênio, eliminação de dióxido de carbono e excreção de nitrogênio, é possível calcular as quantidades individuais de proteína, gordura e carboidrato metabolizados em um determinado tempo.

Pode a produção de dióxido de carbono ser usada para determinações da taxa metabólica, igualmente como o consumo de oxigênio? Teoricamente, a resposta é sim, mas existem dificuldades que as tornam menos prática e, de fato, muito menos precisa. Existem duas razões

principais: uma é que o corpo contém um grande reservatório de dióxido de carbono; a outra tem a ver com o equivalente calórico de 1 litro de dióxido de carbono.

O grande reservatório de dióxido de carbono que está sempre presente no corpo modifica-se facilmente. Por exemplo, a hiperventilação pulmonar faz com que grandes quantidades de dióxido de carbono sejam eliminadas no ar exalado. Esse dióxido de carbono, é claro, não é uma medida da taxa metabólica. A hiperventilação é seguida por um período de ventilação reduzida, durante o qual o dióxido de carbono volta ao seu nível normal. Durante esse período, a quantidade reduzida de dióxido de carbono eliminada não é, novamente, uma medida da taxa metabólica.

Outras circunstâncias também influenciam o reservatório de dióxido de carbono. No exercício intenso, por exemplo, forma-se ácido láctico nos músculos, como um produto metabólico normal. Conforme o ácido láctico entra no sangue, ele tem o mesmo efeito de despejar ácido em uma solução de bicarbonato: o dióxido de carbono é eliminado do sangue e liberado nos pulmões em quantidades excessivas. Novamente, a quantidade de dióxido de carbono não é uma medida da taxa metabólica.

A outra razão pela qual o dióxido de carbono é menos adequado que o oxigênio para medir taxas metabólicas é que os diferentes alimentos fornecem diferentes quantidades de energia para cada litro de dióxido de carbono produzido. O carboidrato fornece 5,0 kcal por litro de CO_2 formado; a gordura fornece 6,7 kcal por litro de CO_2 . O valor para a gordura é, portanto, um terço maior que para o carboidrato e, a menos que saibamos se a gordura ou o carboidrato está sendo metabolizado, o erro poderá ser substancial.

Por essas razões, a produção de dióxido de carbono não é uma medida prática da taxa metabólica.

ARMAZENAMENTO DE ENERGIA: GORDURA E GLICOGÊNIO

Para a maioria dos animais adultos, o consumo de alimentos e o gasto de energia permanecem aproximadamente iguais. Se o gasto de energia exceder o consumo de alimentos, o excesso de energia será coberto pelo consumo de substâncias corporais, primariamente *gordura*. Se o consumo de alimentos exceder a energia utilizada, o excedente será armazenado como gordura,

independente da composição do alimento. Por exemplo, os porcos são engordados com alimentos que consistem principalmente de carboidratos (grãos).

Durante a engorda, se grandes quantidades de carboidrato forem transformadas em gordura, o QR excederá 1,0. Isso ocorre porque as gorduras contêm relativamente menos oxigênio que os carboidratos (isto é, um pouco do “excesso” de oxigênio do carboidrato pode ser usado no metabolismo, reduzindo, assim, o consumo de oxigênio respiratório e aumentando a razão respiratória de dióxido de carbono:oxigênio).

Como a gordura gera mais que o dobro de energia que o carboidrato, ela é mais adequada para o armazenamento de energia. Contudo, existem exceções a esta regra. Para os animais que não se movem, como as ostras e mariscos, o peso é de pequena consequência e o *glicogênio* é usado como reserva. Também, muitos parasitas intestinais, como o *Ascaris*, armazenam glicogênio.

Nesses animais, o glicogênio é, provavelmente, uma substância de reserva mais adequada que a gordura, porque eles são freqüentemente expostos a condições de baixo ou nenhum oxigênio e, na ausência deste, o glicogênio poderá gerar energia pela quebra até o ácido láctico. Portanto, como os bivalves geralmente fecham a concha por longos períodos e os parasitas intestinais vivem em meios em que praticamente não há oxigênio, é vantajoso para esses animais armazenarem glicogênio em vez de gordura. Os animais sésseis e parasitas têm pouca necessidade de economia de peso e, desse ponto de vista, o uso de glicogênio em vez de gordura não é uma desvantagem.

Para os animais que se movem, contudo, a economia de peso é muito importante. Pense como isso é importante para aves migradoras, as quais podem voar sem parar por mais de 1.000 km. Para terem energia suficiente, estas aves podem carregar até 40 a 50% do peso corpóreo em gordura; se o combustível fosse mais pesado, o peso seria excessivo e a migração para longas distâncias se tornaria impossível, porque grande parte da energia disponível seria gasta simplesmente para manter o corpo mais pesado no ar.

O armazenamento do glicogênio envolve mais peso, não só por causa do baixo conteúdo de energia do carboidrato comparado com o da gordura, mas também porque o glicogênio é depositado nas células com uma quantidade considerável de água. Estima-se

que a deposição de glicogênio nas células do fígado e do músculo seja acompanhada por cerca de 3 g de água para cada grama de glicogênio armazenado. Algumas investigações indicam que a quantidade de água pode ser de até 4 a 5 g por grama de glicogênio (Olsson e Saltin, 1968).

O modo mais simples de expressar o peso do combustível em relação ao valor energético é computar o peso por unidade de energia ou o *peso isocalórico*. Para os combustíveis que discutimos, os pesos isocalóricos, em grama de combustível por quilocaloria, são os seguintes:

Gordura	0,11
Proteína	0,23
Amido	0,24
Glicogênio + H ₂ O	~1,0

Expresso dessa maneira, fica imediatamente aparente que, com o peso extra de água, o glicogênio é mais ou menos 10 vezes mais pesado para levar a mesma energia que a gordura.

A despeito dessa diferença de peso, o glicogênio é uma forma importante de armazenamento de energia. Sua vantagem é dupla: ele pode fornecer combustível para o metabolismo de carboidrato muito rapidamente, enquanto a mobilização de gordura é lenta; e, talvez o mais importante, o glicogênio pode prover energia sob condições anóxicas. Isso é comum durante o exercício muscular intenso, quando o sangue não libera oxigênio suficiente para atender a demanda. Para a armazenagem de longo prazo de grandes quantidades de energia, contudo, o glicogênio não é adequado e a gordura é a substância preferida.

O fato de que a água é armazenada com o glicogênio, provavelmente explica uma observação enigmática feita por muitas pessoas quando elas começam a dieta de redução de peso. Durante os primeiros dias, elas perdem peso rapidamente, em geral, muito além do que pode ser atribuído apenas à perda de gordura. Nesse período inicial, as reservas de glicogênio sofrem depleção e o excesso de água é excretado. Muito da perda de peso, portanto, é apenas perda de água. Após poucos dias, mesmo se o consumo alimentar for menor que o metabolizado, as reservas de glicogênio são refeitas.

Quando o metabolismo direciona-se para a utilização da gordura armazenada, não há mais uma perda rápida

de peso corporal; ao contrário, o peso corporal pode aumentar novamente, embora a pessoa permaneça em balanço calórico negativo e continue a perder gordura. Essas alterações inesperadas no peso, que raramente são bem explicadas, fazem com que muitas pessoas que se submetem a regimes alimentares fiquem muito otimistas durante os primeiros dias e depois rapidamente tornem-se desencorajadas quando perdem peso menos rapidamente, ou até recuperam peso apesar do sacrifício contínuo com respeito à ingestão de alimentos.

EFEITO DA CONCENTRAÇÃO DE OXIGÊNIO

Em geral, supõe-se que o consumo de oxigênio (ou taxa metabólica), dentro de limites amplos, seja independente da concentração de oxigênio. Por exemplo, se substituirmos o ar comum por oxigênio puro, um mamífero continuará a consumir oxigênio na mesma taxa, embora o oxigênio esteja presente numa concentração cinco vezes maior. O inverso também é verdadeiro; se reduzirmos a concentração de oxigênio pela metade, o que pode ser feito reduzindo-se a pressão atmosférica total à metade (equivalente a cerca de 6.000 m de altitude), a taxa de consumo de oxigênio continuará, da mesma forma, quase inalterada.

Essa independência da concentração de oxigênio não é universal. A situação pode ser bastante diferente. Muitos invertebrados respondem às mudanças na concentração de oxigênio, como é demonstrado para a lagosta comum na figura 5.1.

Em temperaturas altas, o consumo de oxigênio é mais alto que em temperaturas baixas, mas, em qualquer temperatura, a tomada de oxigênio é relacionada de maneira linear com o oxigênio disponível.*

Se a tomada de oxigênio for estudada em uma ampla gama de temperaturas em um animal como o peixe

* Neste livro, as quantidades de oxigênio são dadas em volumes (isto é, volume de gás seco a 0°C e 760 mm Hg de pressão). A unidade SI para a quantidade de uma substância é o mole (símbolo: mol) e a quantidade de oxigênio não deve ser dada em litros ou mililitros, e sim em moles e milimoles (mmol). Por exemplo, 1 litro de O₂ a 0°C e 760 mmHg de pressão = 44,64 mmol. Atualmente, estamos em um período de transição com uso crescente de unidades SI, mas muitas unidades tradicionais são mais familiares e persistirão por um certo tempo. Sempre que possível, prefere-se uma mudança para as unidades SI (ver Apêndice A).

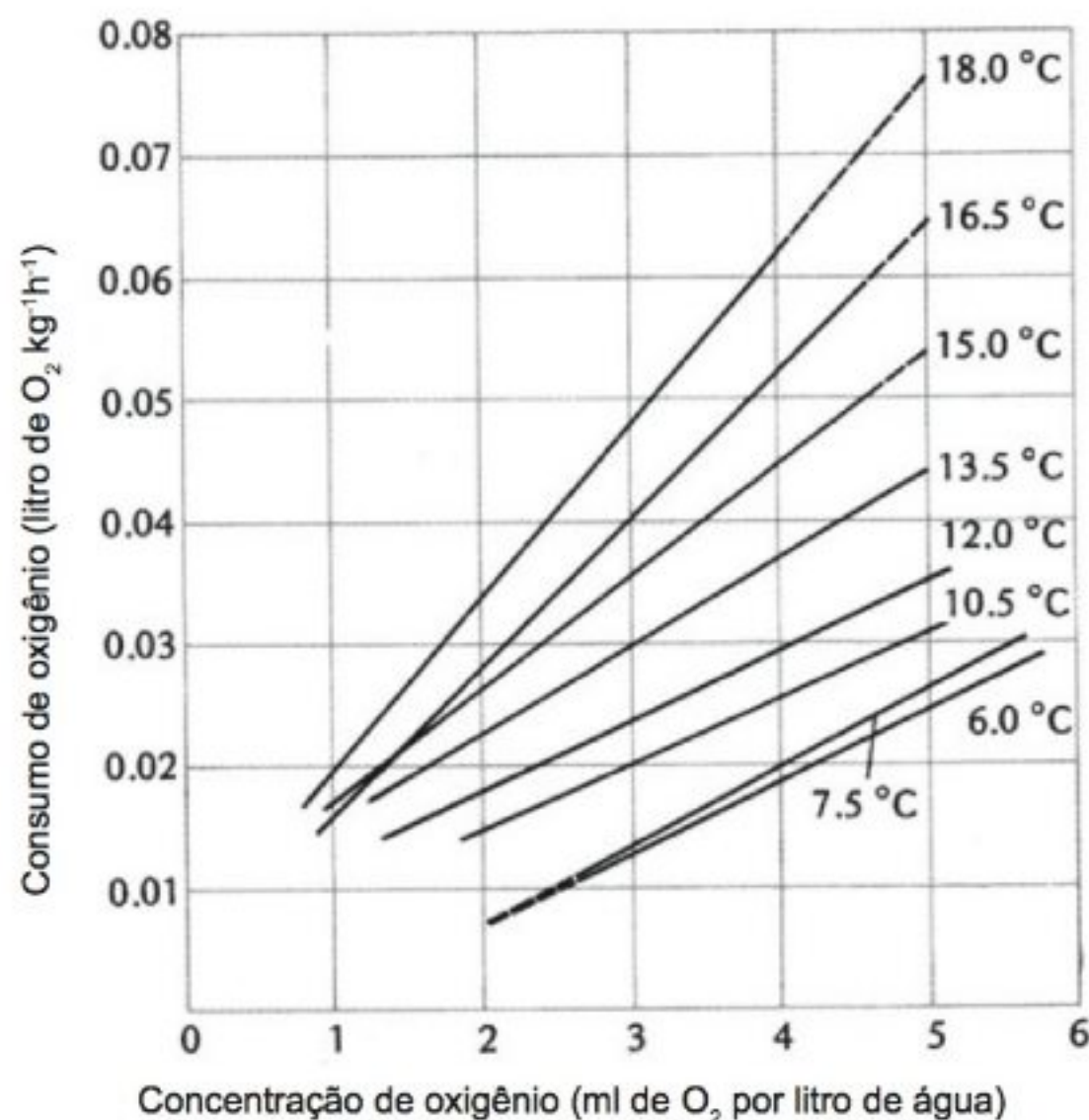


Fig. 5.1 O consumo de oxigênio de lagostas é mais alto em temperaturas elevadas, mas, em uma dada temperatura, ele varia linearmente com a concentração de oxigênio na água (Thomas, 1954).

dourado, obteremos a relação mostrada na figura 5.2. Em tensões de oxigênio relativamente altas, a tomada de oxigênio do peixe dourado é independente do oxigênio disponível, mas, em tensões de oxigênio inferiores, há uma relação linear. O ponto de inflexão, que indica onde a tomada de oxigênio passa da dependência para a independência da concentração, é mais baixo em temperaturas baixas que em altas. Assim, na figura 5.2, o ponto de inflexão passa de menos de 20 mmHg a 5°C para cerca de 40 mmHg a 35°C.

Se retornarmos à figura 5.1, verificaremos que as relações lineares observadas para as lagostas podem indicar que estamos olhando apenas para a parte inferior das curvas que apresentam a mesma forma geral que as curvas do peixe dourado. Se isso ocorrer, poderemos esperar que as curvas para as lagostas em alguma concentração desconhecida e mais alta de oxigênio se nivelariam e ficariam independentes de maiores aumentos no oxigênio.

Mesmo os mamíferos, cujas taxas metabólicas mostram pouca dependência do oxigênio disponível, podem

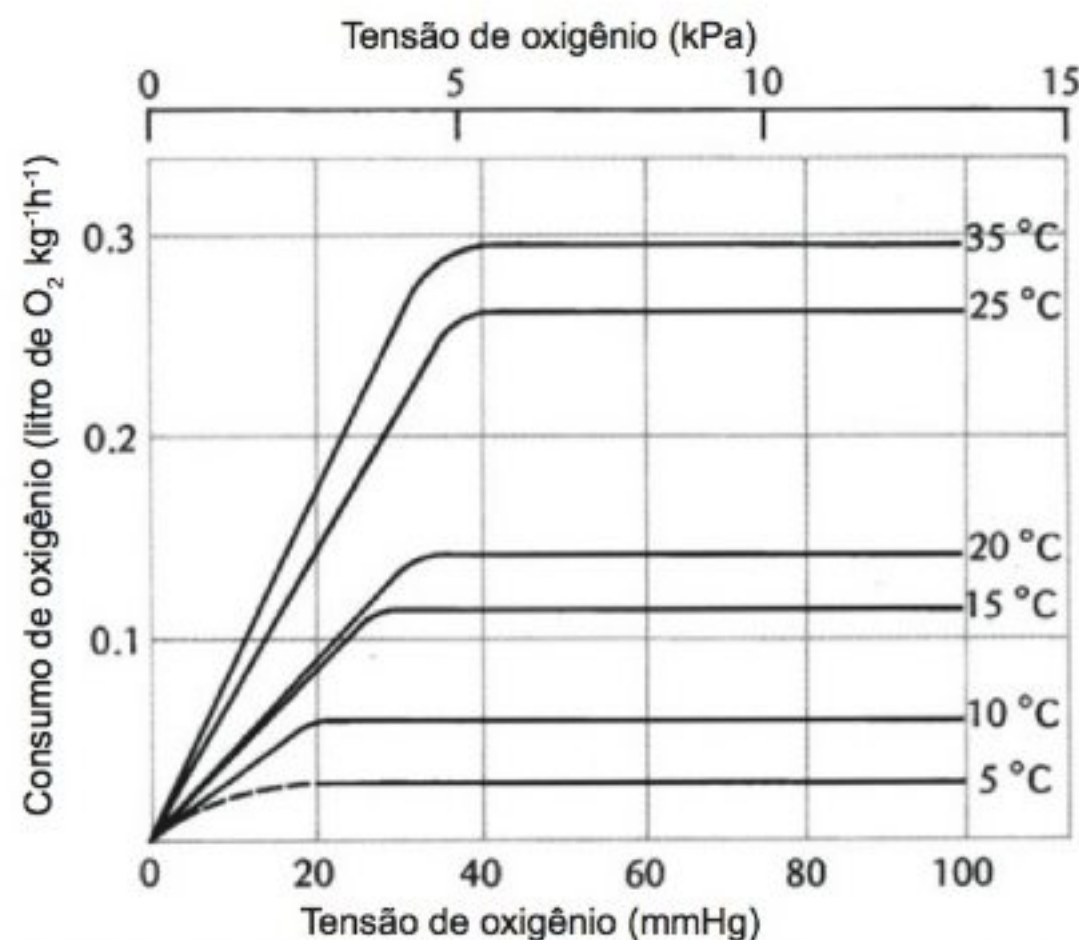


Fig. 5.2 A baixas concentrações de oxigênio, o consumo de oxigênio do peixe dourado varia de forma linear com o conteúdo de oxigênio da água, mas em tensões de oxigênio mais altas, ele é independente do conteúdo de oxigênio (Fry e Hart, 1948).

ser mais dependentes da concentração de oxigênio do que geralmente se supõe. O consumo de oxigênio de músculos isolados de ratos e coelhos fica reversivelmente deprimido em concentrações baixas de oxigênio, sem alteração de outras funções celulares (Whalen, 1966).

Isso é importante para nossa avaliação de que os animais mergulhadores não aumentam seu consumo de oxigênio, após um mergulho, o suficiente para igualar o débito de oxigênio que se espera que tenham adquirido enquanto submersos (ver adiante neste capítulo). No animal que nada, a massa muscular é o principal tecido que consome oxigênio e uma taxa metabólica dependente de oxigênio nesse tecido geraria exatamente o resultado observado em muitos animais que mergulham. Talvez, um metabolismo independente do oxigênio, como geralmente pensamos, seja um caso especial e a dependência do oxigênio seja a regra geral.

Aclimação a níveis baixos de oxigênio

Muitos peixes ativos que nadam rapidamente são muito sensíveis ao baixo teor de oxigênio na água.

Isso é verdadeiro para a maioria dos salmonídeos – por exemplo, a truta pintada (*Salvelinus fontinalis*). Para esse peixe, o nível letal de oxigênio na água depende da exposição anterior a níveis baixos, mas toleráveis de oxigênio. Se o peixe for mantido em água relativamente pobre em oxigênio, ele ficará mais tolerante a baixos teores de oxigênio (Fig. 5.3).

A melhor tolerância é, provavelmente, atribuível a uma ampliação da capacidade de extrair oxigênio da água. Se houver um aumento real na capacidade dos tecidos de tolerarem condições anóxicas, um peixe aclimatado a baixos níveis de oxigênio poderá sobreviver mais que um peixe não aclimatado, quando colocado em condições completamente anaeróbias. Não há evidência de tal diferença (Shepard, 1955).

A extração melhorada de oxigênio resultaria de um volume maior de água bombeada sobre as brânquias, de uma capacidade aumentada de remover oxigênio da água que flui sobre as brânquias, de uma capacidade de transporte de oxigênio no sangue melhorada, de uma função cardíaca melhorada, ou qualquer combinação desses fatores.

Metabolismo anaeróbio

Os animais que toleram exposição prolongada a oxigênio zero devem necessariamente obter energia metabólica de reações não oxidativas. Isso é verdadeiro para muitos parasitas intestinais, para animais que vivem no lodo livre de oxigênio dos lagos e represas, para os bivalves que ficam fechados durante longos períodos e para muitos outros.

Os animais que podem sobreviver intermitentemente por longos períodos sob condições anóxicas são chamados de *organismos anaeróbios facultativos*. Um exemplo é a anêmona do mar *Bunodosoma*, que é encontrada ao longo da costa do Golfo do México. Essas anêmonas do mar ficam, geralmente, enterradas na areia e algumas são encontradas sob rochas, onde a areia é negra por causa de bactérias sulfurosas anaeróbias. A sobrevivência dessas anêmonas do mar na ausência de oxigênio é impressionante. Animais que foram colocados individualmente em câmaras herméticas, contendo água do mar que recebeu nitrogênio, não foram perturbados nos recipientes herméticos por 6 semanas. Quando os recipientes foram abertos, foi liberado um forte odor de enxofre e não havia oxigênio mensurável na água.

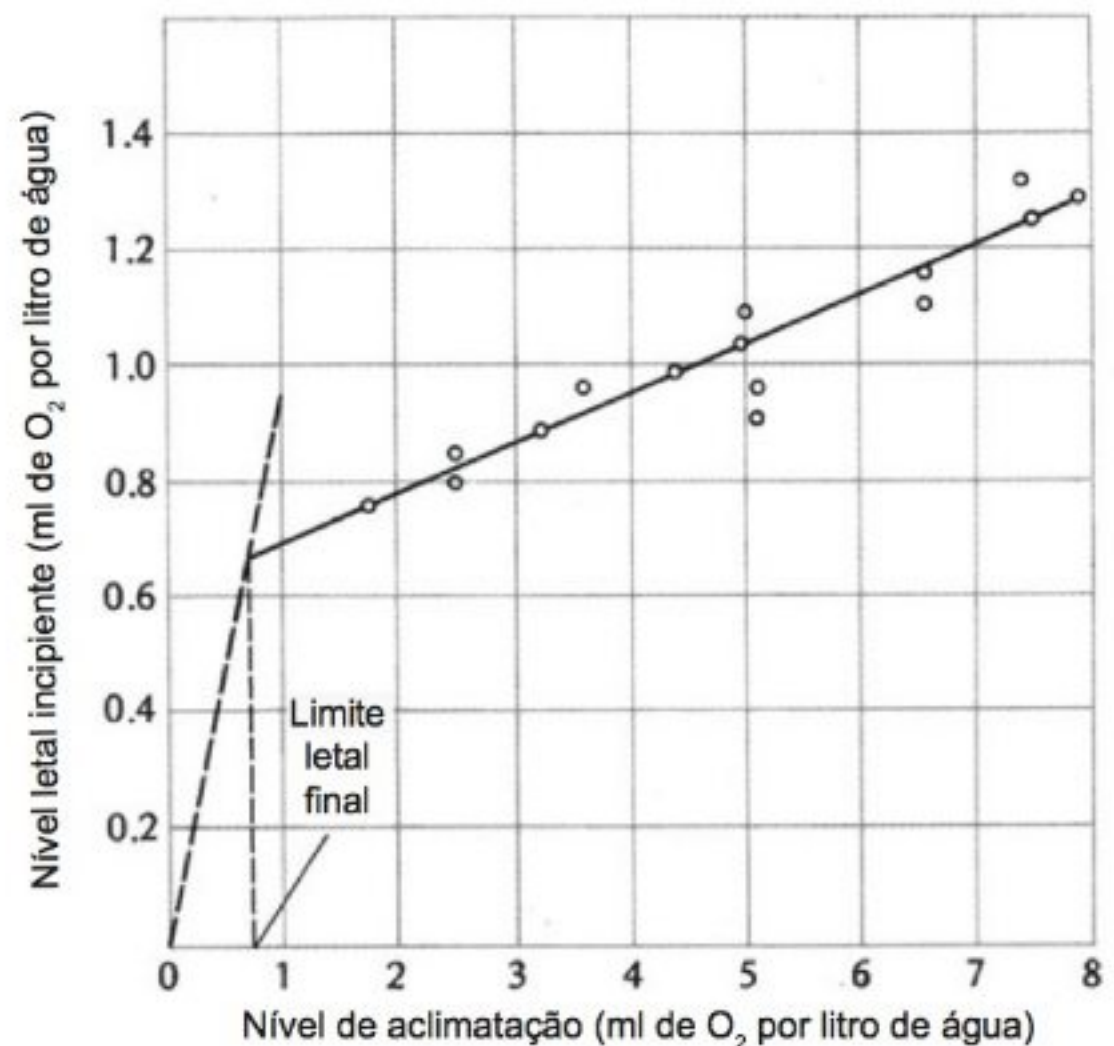


Fig. 5.3 Se a truta pintada já tiver sido exposta à concentração reduzida de oxigênio na água (abscissa), ela se tornará mais tolerante ao baixo teor de oxigênio e terá um limite letal de oxigênio mais baixo (ordenada) (Shepard, 1955).

Quando as anêmonas do mar foram colocadas em água aerada, elas se abriram rapidamente e apresentaram atividade normal. Suas respostas neuromusculares foram as mesmas e mostraram o mesmo limiar de estimulação com presença ou não de oxigênio (Mangum, 1980).

Ácido láctico, glicólise

Como um animal obtém energia para continuar vivo na ausência total de oxigênio? Um processo comum para obter energia sob condições anaeróbias é a quebra de carboidrato em ácido láctico. Por exemplo, 1 mol de glicose pode ser quebrado anaerobiamente em 2 mols de ácido láctico ($C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2 C_3H_6O_3$).

Esse processo, conhecido como *glicólise*, ocorre comumente em músculos de vertebrados quando a demanda de energia nos exercícios intensos excede o oxigênio disponível.

É conveniente discutir as necessidades de energia, utilizando o componente comum do metabolismo energético, o trifosfato de adenosina (ATP). O ATP é a fonte imediata de energia para quase todos os processos que precisam de energia no organismo vivo. Se considerar-

mos o metabolismo oxidativo e o anóxico sob esse ponto de vista, a situação fica como se segue.

Quando 1 mol de glicose, por meio de reações bioquímicas intermediárias, é degradado em 2 mols de ácido láctico, 2 mols de ATP são sintetizados e ficam disponíveis para suprir energia. Em contraste, a oxidação completa de 1 mol de glicose em dióxido de carbono e água gera 36 mols de ATP (6 mols na formação de 2 mols de ácido pirúvico e 30 mols na oxidação completa do ácido pirúvico, por meio do ciclo de Krebs). O produto da quebra anaeróbia de glicose é portanto pequeno; nem 6% do que estaria disponível a partir da oxidação completa da glicose.

A maior parte da glicólise anaeróbia depende de glicogênio e não de glicose, como substrato. O glicogênio é um polímero de glicose e a unidade isolada de glicose no polímero é chamada de glicosil. Se o glicogênio for o substrato no metabolismo anaeróbio, 3 mols de ATP serão gerados a partir da formação de 2 mols de ácido láctico por mol de glicosil. O produto da glicólise anaeróbia, se o glicogênio for o substrato, será, portanto, cerca de 8% do que ficaria disponível a partir da oxidação completa do substrato em dióxido de carbono e água. A razão pela qual um glicosil gera mais energia que a glicose é que um pouco da energia é usada na síntese do polímero de glicogênio a partir da glicose e isso elimina uma etapa que requer energia na quebra do ácido láctico.

Pode parecer antieconômico usar a glicólise anaeróbia onde a geração de ATP é tão baixa, mas um parasita intestinal provavelmente não se importa muito com economia. Contudo, pode-se esperar que os animais, que usam glicose apenas intermitentemente, usem ácido láctico como substrato para ulterior oxidação (no ciclo de Krebs) e assim, no final, ganhem o valor energético total do carboidrato original.

A tolerância às condições anóxicas, às vezes, é surpreendente. A carpa cruciana (*Carassius carassius*) pode viver 5,5 meses sob o gelo de um lago congelado, quando a água sob o gelo encontra-se livre de oxigênio, demonstrado pela presença de sulfeto de hidrogênio formado durante a fermentação das plantas aquáticas mortas (Blazka, 1958). (O sulfeto de hidrogênio é tóxico porque se liga à citocromo oxidase e a desativa, mas, como não há oxigênio presente para permitir o metabolismo oxidativo, isso não envenena o peixe). Esse peixe praticamente

não produz ácido láctico nos tecidos e, portanto, devem ocorrer outros processos metabólicos.

O metabolismo anaeróbio dos peixes tem uma consequência interessante que está relacionada à baixa concentração de dióxido de carbono no sangue destes. A baixa concentração de dióxido de carbono significa que a quantidade de bicarbonato de sódio, que serve como principal substância tamponante no sangue, também seja muito baixa. A adição de grandes quantidades de ácido láctico, portanto, perturbaria muito o equilíbrio ácido base normal do sangue mal tamponado.

As observações ilustradas na figura 5.4 mostram uma maneira pela qual um peixe pode se contrapor a alguns dos efeitos do ácido láctico. Fez-se com que uma truta nadasse vigorosamente durante 15 minutos e ela mostrou um considerável aumento na concentração de ácido láctico no sangue, mas, depois que ela descansou, o ácido láctico apresentou níveis muito mais elevados (Black e col., 1966). Aparentemente, as demandas extremamente altas dos músculos da natação não foram atingidas por meio do metabolismo oxidativo e formou-se ácido láctico. Contudo, todo o ácido láctico não foi imediatamente liberado na circulação, mas sim acumulado no músculo. Apenas depois que o peixe descansou e recuperou-se, esse ácido láctico foi liberado. Ele poderia, então, ser usado por outros órgãos para o metabolismo oxidativo e para a ressíntese de glicose e glicogênio, um processo que normalmente ocorre no fígado.

As medidas da capacidade de tamponamento do músculo propriamente dito forneceram alguns resultados interessantes. Os músculos de uma variedade de peixes e mamíferos marinhos mostraram que as capacidades de tamponamento mais altas eram encontradas nos músculos capazes de intensos surtos da função glicolítica ou da atividade anaeróbia prolongada e de baixo nível. Entre os peixes estudados, as espécies de corpo quente, como o atum, tiveram a maior capacidade de tamponamento. Os peixes de águas profundas e os que vivem em águas rasas com hábitos de nado preguiçosos têm baixa capacidade de tamponamento. Os mamíferos marinhos, por outro lado, têm alta capacidade de tamponamento muscular e, como veremos posteriormente, os mamíferos que mergulham dependem, em grande parte, da formação de ácido láctico anaeróbio para o suprimento de energia para os músculos durante o mergulho (Castellini e Somero, 1981).

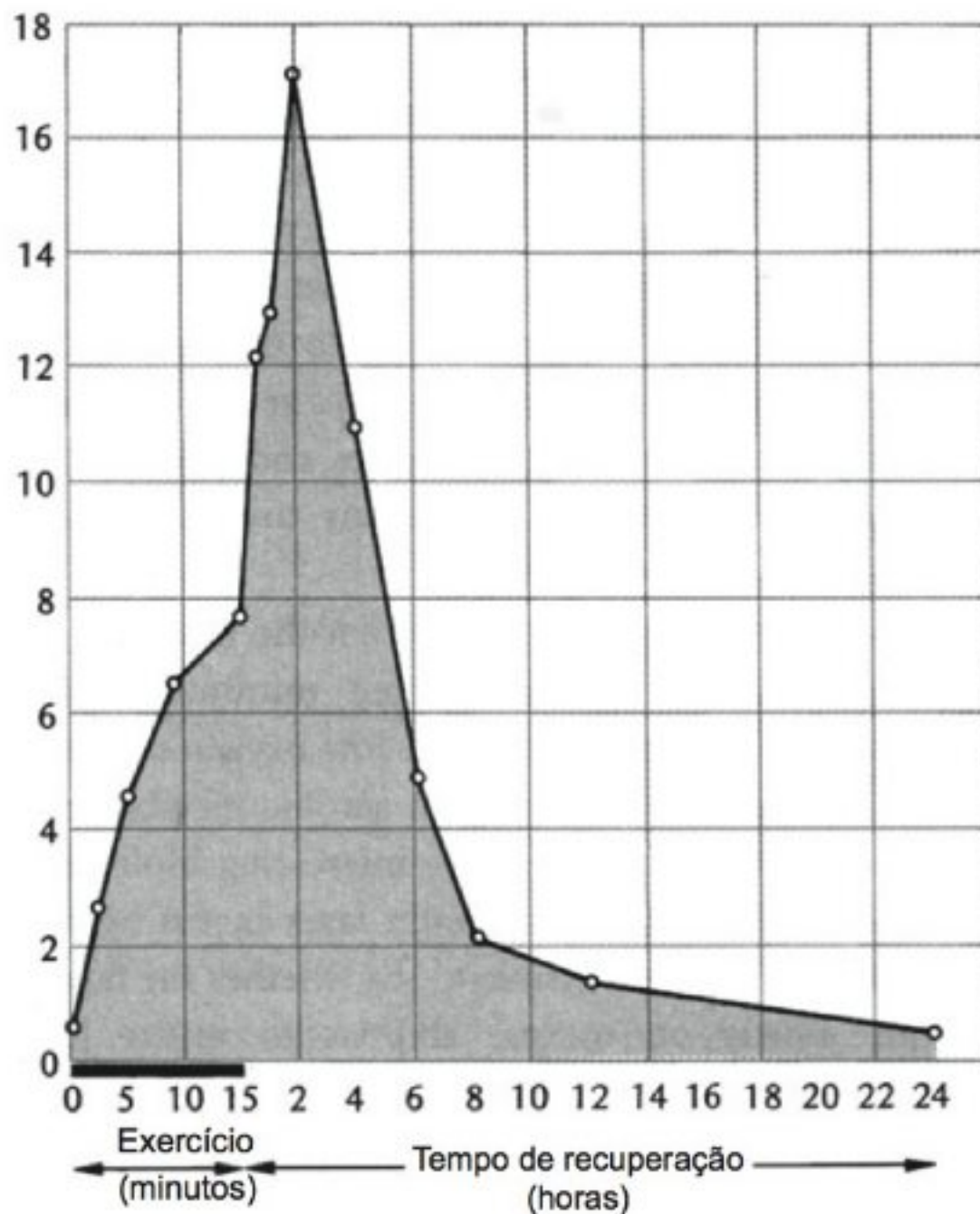


Fig. 5.4 A concentração de ácido láctico em uma truta aumentou substancialmente durante 15 minutos de nado vigoroso. Depois que ela descansou, os níveis de ácido láctico no sangue ficaram muito mais elevados. Observe as escalas de tempos diferentes para o nado e a recuperação (Black e col., 1966).

Outras vias

Discutimos bastante até agora a glicólise e a formação de ácido láctico no metabolismo anaeróbio, embora existam outras reações. Diversas vias diferentes foram estabelecidas para uma variedade de organismos e os invertebrados que podem tolerar longos períodos de anoxia utilizam vários processos interessantes (Hochachka, 1980).

Um estudo do peixe dourado, um parente próximo da carpa, permitiu uma compreensão maior sobre o metabolismo anaeróbio nos peixes. O peixe dourado tolera anoxia muito bem e pode sobreviver vários dias na ausência de oxigênio, especialmente se a temperatura for baixa. A quantidade de glicólise, conforme indicado pelo aumento do ácido láctico nos músculos e sangue, é insuficiente para manter a taxa metabólica. Além dis-

so, mesmo se houver uma ausência total de oxigênio, ocorrerá a formação de um pouco de dióxido de carbono (Shoubridge e Hochachka, 1980).

Para estudar esses problemas, o peixe dourado foi primeiro envenenado com monóxido de carbono para bloquear o transporte de oxigênio no sangue e inibir a citocromo oxidase, de modo que qualquer oxigênio remanescente no corpo (como o que fica na bexiga natatória) não ficasse disponível para o metabolismo oxidativo. Depois disso, os peixes foram colocados em água sem oxigênio e mantidos sob nitrogênio por 12 horas. Após 12 horas, os resultados obtidos foram como os mostrados na tabela 5.2. O lactato havia se acumulado no peixe, mas havia também uma concentração similar de etanol (álcool etílico comum) nos tecidos. Além disso, uma quantidade substancial de etanol foi encontrada na água onde os peixes foram mantidos.

Várias outras observações indicaram que o etanol foi formado a partir do lactato. Após as primeiras 12 horas, a concentração de lactato nos peixes aumentou apenas lentamente, mas não foi encontrado lactato na água e, se houve formação adicional de lactato, aparentemente ele foi metabolizado para formar etanol. Para confirmar essa sugestão, lactato marcado com carbono radiativo (^{14}C) foi injetado e 88 a 92% do ácido láctico injetado foi coletado como etanol.

Há alguma vantagem com a formação do etanol? O etanol é facilmente removido do corpo porque se difunde prontamente através das brânquias. Isso é um desperdício porque o etanol tem um valor considerável como combustível, mas, por outro lado, é importante para os peixes que a concentração de ácido láctico não atinja níveis muito altos. Como vimos anteriormente, o sangue dos peixes tem um sistema tampão de bicarbonato pobre, que por sua vez é uma consequência da alta solubilidade do CO_2 na água. A transformação de lactato em etanol, que é rapidamente perdido na água, aparentemente serve como um meio de evitar acidose, embora o peixe pague por esse privilégio, perdendo combustível metabólico de forma excessiva.

Muitos desejam comparar a concentração de etanol encontrada no peixe dourado com as concentrações comumente encontradas nos seres humanos após consumo de álcool. Um homem que apresenta um teor alcoólico sanguíneo de 0,25% de etanol está intoxicado e em muitos países (mas não em todos) o limite legal para

Tabela 5.2 Concentrações de lactato e etanol no peixe dourado após 12 horas de anoxia a 4°C (Shoubbridge e Hochachka, 1980).

	Concentração de metabólitos (mmol por kg de peixe)		
	Lactato tecidual	Etanol tecidual	Etanol na água
Controle	0,18	0	0
Anoxia	5,81	4,58	6,63

dirigir automóveis é um quinto desse valor, ou 0,05%. Qualquer valor inferior a esse indica que a pessoa não deve estar sob a influência de álcool; a concentração no peixe dourado, descrita na tabela 5.2, foi de 0,024%, ou metade do limite legal.

A camada mínima de oxigênio

A maioria dos oceanos do mundo contém, em profundidades intermediárias, zonas onde o conteúdo de oxigênio é muito baixo. Há uma grande área desse tipo no Nordeste do Pacífico tropical, que é conhecida como a *camada mínima de oxigênio*. A partir da costa central e sul do México, a camada estende-se aproximadamente entre 100 e 900 m de profundidade e o conteúdo de oxigênio dissolvido geralmente é menor que 0,1 cm³ por litro de água do mar, com relativamente pouca variação durante o ano. No entanto, uma população surpreendentemente grande de animais vive na água pobre em oxigênio.

Alguns dos animais, particularmente os peixes, fazem migrações diárias à superfície, ascendendo no crepúsculo e retornando às profundezas antes do amanhecer, em movimentos verticais que perfazem 300 m ou mais. Paradoxalmente, os peixes presentes na região de baixo teor de oxigênio geralmente têm bexigas nata-tórias cheias de gás que contêm uma alta porcentagem de oxigênio.

Durante o dia, quando os peixes estão nas profundezas, parece provável que eles obtenham energia por vias anaeróbias. O sangue deles tem baixa capacidade de oxigênio e a hemoglobina tem uma afinidade tão surpreendentemente baixa pelo oxigênio que não mais que 1% da hemoglobina é oxigenada enquanto o peixe fica nas profundezas (Douglas e col., 1976).

Os pequenos crustáceos que vivem na camada mínima de oxigênio são muito efetivos na remoção de oxigênio da água. Um estudo de 28 espécies da camada mínima de oxigênio no sul da Califórnia revelou que todas as espécies são capazes de captar oxigênio pelo menos até a PO_2 mais baixa que encontram na natureza, em certos casos, de até 4 mmHg. As exceções são dois parasitas e um animal que faz migrações verticais diárias para a água rica em oxigênio (Childress, 1975).

Atualmente, parece que a existência de uma fauna bastante rica na camada mínima de oxigênio depende da utilização de concentrações muito baixas de oxigênio e, portanto, grandemente do metabolismo anaeróbio. Contudo, a exploração dos problemas biológicos interessantes da camada mínima de oxigênio está apenas começando e ainda não é possível dizer se a fauna depende principalmente de habilidades inusitadas em utilizar baixas concentrações de oxigênio ou da tolerância a longos períodos de metabolismo anaeróbio.

A última opção não é inconcebível, pois vários mecanismos bioquímicos anaeróbios encontram-se potencialmente disponíveis. Ficamos condicionados a pensar na glicólise anaeróbia e na formação de ácido láctico como a via típica para o metabolismo anaeróbio porque sabemos que elas são utilizadas nos vertebrados superiores.

Contudo, a glicólise é uma estratégia metabólica fundamentalmente ineficiente, que deixa disponível apenas uma pequena porcentagem de energia obtida da oxidação completa do substrato. Muitas outras vias estão disponíveis para a produção de ATP durante períodos extensos de anoxia. O grande estoque de aminoácidos livres de muitos invertebrados é uma fonte potencial importante de energia que representa vantagens energéticas impressionantes na formação de ácido láctico (Hochachka e col., 1973).

PROBLEMAS DO MERGULHO

Todos os mamíferos e pássaros aquáticos têm pulmões e respiram ar, mas a vida aquática bem-sucedida requer várias modificações no padrão terrestre comum. A mais óbvia é que a profundidade em que mergulham requer a utilização efetiva de um suprimento limitado

Tabela 5.3 A maioria das principais ordens de mamíferos tem alguns representantes aquáticos e algumas são exclusivamente aquáticas.

Ordem de mamíferos	Representantes aquáticos
Monotrematas	<i>Platypus (Ornithorhynchus)</i>
Marsupiais	Musaranho aquático
Insetívoros	Sariguéia aquática
Quirópteros	Nenhum
Primatas	Nenhum
Roedores	Castor, ratão do banhado
Lagomorfos	Nenhum
Cetáceos	Baleias (todas)
Carnívoros	
<i>Fissipedia</i>	Lontra do mar
<i>Pinnipedia</i>	Focas (todas)
Sirênios	Peixes-boi (todos)
Ungulados	
Perissodáctilos	Anta
Artiodáctilos	Hipopótamo

de oxigênio, mas as outras modificações também são importantes.

A adaptação a um modo de vida aquático é encontrada nas principais ordens de mamíferos, exceto os *Chiroptera* (morcegos), *Lagomorpha* (coelhos e lebres) e primatas (Tab. 5.3). Três ordens são totalmente aquáticas: as focas, baleias e peixes-boi (inclusive o manati e o *dugong*). Uma lista de pássaros aquáticos e não aquáticos mostra que os bem-sucedidos são filogeneticamente bem diferentes (Tab. 5.4). Contudo, as adaptações fisiológicas que esses animais empregam para enfrentar as exigências especiais do meio são similares. O fato de que todos os mergulhadores utilizam mecanismos comuns, e que em menor grau esses mecanismos estão presentes nos vertebrados não mergulhadores, sugere que os mergulhadores bem-sucedidos tiraram partido e desenvolveram mecanismos já existentes.

Os problemas que precisam ser resolvidos pelos animais que mergulham podem ser prontamente explicados da mesma maneira que os problemas encontrados por uma pessoa que mergulha, com ou sem equipamento. Algumas das dificuldades das pessoas não têm uma relação direta com os animais que mergulham; outras são diretamente aplicáveis a eles. Todos os animais de

Tabela 5.4 Muitas famílias de aves são quase completamente aquáticas (exceto nas atividades reprodutivas); outras são principalmente ou exclusivamente não aquáticas.

Principalmente aquáticas	Principalmente não aquáticas
Pingüins	Reiformes (ema, avestruz, etc.)
Mergulhões	Falcão
Grebes	Aves e faisões
Petréis e albatrozes	Pombos
Pelicanos	Papagaios
Garças	Corujas
Patos	Aves noturnas
Aves pernaltas	Colibris
Gaivotas	Pica-paus
Alcas	Passeriformes (tentilhões, estorninhos, corvos, etc.)

respiração aérea que mergulham precisam enfrentar o problema de suprimento de oxigênio, mas os que fazem mergulhos bem profundos ainda têm problemas adicionais. Podemos classificar esses problemas em cinco grupos principais, que discutiremos na seguinte ordem:

1. Embolia gasosa ou doença dos mergulhadores
2. Toxicidade do oxigênio
3. Efeitos narcóticos dos gases
4. Suprimento de oxigênio
5. Efeitos diretos da alta pressão

Embolia gasosa

Essa síndrome perigosa é conhecida por várias denominações: doença do mergulhador, mal dos caixões e aeroembolia. Ela ocorre quando um mergulhador humano retorna para a superfície, após passar um período prolongado em profundidade considerável, abaixo de 20 m mais ou menos. A síndrome agrava-se quanto maior a profundidade e o tempo de mergulho. É causada por bolhas de ar nos tecidos e na corrente sanguínea, do mesmo modo que bolhas se formam em uma garrafa de refrigerante quando a tampa é removida. Em ambos os

casos, as bolhas aparecem quando a pressão é reduzida em líquido que está saturado de gás em alta pressão.

A aeroembolia também pode ocorrer durante a ascensão rápida em aeronaves (balões ou aeroplanos) com cabines não pressurizadas; nesses casos, o perigo de aeroembolia ocorre quando a pressão é reduzida para cerca de 0,5 atm (acima de 6.000 metros).

Na água que compõe o refrigerante, o gás dissolvido é dióxido de carbono. O gás que causa a aeroembolia é sempre o nitrogênio (a menos que o mergulhador esteja respirando uma mistura artificial de gases que contenha outros gases inertes, como o hélio). Para que a aeroembolia se desenvolva quando o mergulhador retorna para a superfície, é necessária uma supersaturação com um gás em cerca de 2 atm ou mais. Isso exclui o dióxido de carbono como causa porque, mesmo quando o mergulhador está em grande profundidade, a tensão de dióxido de carbono não aumenta muito acima do nível fisiológico normal de mais ou menos 40 mmHg. O oxigênio não causa a aeroembolia porque é rapidamente usado pelos tecidos e, como veremos depois, o oxigênio a uma pressão de mais de 1 atm é tão tóxico que concentrações mais altas devem ser evitadas.

A pressão na água aumenta em cerca de 1 atm para cada 10 metros de aumento na profundidade. Para manter a roupa de mergulho inflada com ar a 10 metros de profundidade, é preciso 1 atm de pressão acima da pressão atmosférica normal, ou uma pressão de ar total de 2 atm. Se o mergulhador a 10 m de profundidade receber ar comum, o ar que ele respira tem pressão de oxigênio de 0,4 atm e pressão de nitrogênio de 1,6 atm. O sangue dissolve nitrogênio em pressão mais alta e gradualmente toda a água tecidual se equilibra com o nitrogênio nessa pressão. Além disso, a gordura corporal, que em um homem normal em repouso constitui cerca de 15% de seu peso, dissolve cinco vezes mais nitrogênio por unidade de peso que a água. O homem padrão de 70 kg contém quase 50 litros de água e 10 kg de gordura; a quantidade total de nitrogênio dissolvido na gordura, portanto, iguala a quantidade dissolvida na água corporal.

Um tempo considerável transcorre antes que uma pessoa em uma determinada profundidade atinja a saturação total com nitrogênio. Durante os mergulhos curtos, isso é uma vantagem, mas, depois de um mergulho longo, quando os tecidos estão quase saturados com nitrogênio em alta pressão, o perigo aumenta. Quando o mergulhador retorna

à superfície, são necessárias várias horas para eliminar o nitrogênio, porque ele é lentamente transportado dos tecidos, dissolvido no sangue e liberado nos pulmões.

O perigo de formação de bolhas é maior quando o gás é dissolvido em pressão mais alta. O aumento dos movimentos, o esforço muscular e a maior circulação tendem a aumentar a formação de bolhas, análogos ao efeito de sacudir uma garrafa de cerveja ou de refrigerante antes de abri-la. As bolhas, em geral, formam-se nas articulações, o que causa dor considerável. Se as bolhas ocorrerem na corrente sanguínea, elas bloquearão os vasos mais delicados e, quando isso acontece no sistema nervoso central, é particularmente perigoso, podendo causar morte súbita.

O único tratamento possível para a aeroembolia é aumentar a pressão rapidamente, de modo que as bolhas tornem a se dissolver. Isso pode ser feito retornando o mergulhador para a profundidade de onde subiu ou transferindo-o para uma câmara de pressão onde o ar possa ser recomprimido para o nível desejado.

O modo de evitar a aeroembolia é voltar lentamente para a superfície, em estágios. É razoavelmente seguro deixar um mergulhador ascender até um ponto em que a pressão é metade daquela em que ele estava trabalhando e ali mantê-la até que uma quantidade considerável de nitrogênio tenha sido eliminada, ou seja, 20 a 30 minutos. Assim, é possível que ele ascenda novamente e continue o processo de estágio. As tabelas de estágio, que fornecem esquemas precisos para uma ascensão segura e a mais rápida possível, a partir de uma determinada profundidade, são muito usadas.

Se um mergulhador usar um tanque de ar comprimido, ele precisará respirar o ar na pressão da água que o circunda ou seu tórax entrará em colapso por causa da pressão da água. O mergulhador com equipamento de mergulho, portanto, tem o mesmo perigo de desenvolver aeroembolia que o mergulhador que utiliza traje de mergulho inflado.

O perigo de aeroembolia pode, até certo ponto, ser reduzido pelo uso de outros gases que não o nitrogênio. Um gás muito usado é o hélio, que tem a vantagem de ser menos solúvel e de difusão várias vezes mais rápida. A difusão mais rápida reduz o tempo necessário para o estágio. Contudo, ela também acelera a saturação dos tecidos com hélio e, para os mergulhos curtos, isso vai contra algumas das vantagens.

Nossa discussão até agora tratou apenas de mergulhadores que têm suprimento de ar sob pressão. Um mergulhador sem equipamento, que desce repetidamente a uma profundidade considerável, também está sob o risco de desenvolver embolia gasosa. Toda vez que ele enche o pulmão e desce, a pressão da água sobre seu tórax comprime a caixa torácica, de modo que a pressão do ar nos pulmões aumenta. Se ele descer 20 m, a pressão do ar no pulmão será de 3 atm. Embora um ou poucos mergulhos a uma profundidade de 20 m não tenham muito significado, muitos mergulhos repetidos são arriscados.

Um caso bem documentado de mergulhador sem equipamento que desenvolveu embolia gasosa ocorreu quando um médico dinamarquês realizou técnicas de fuga subaquáticas em um tanque de treinamento a 20 m de profundidade. Ele usou a chamada técnica de ir ao fundo, na qual o mergulhador, após uma inspiração profunda vai até a borda do tanque. Após descer 2 ou 3 m, o tórax é comprimido de tal maneira que ele continua a descer de modo abrupto, a uma velocidade crescente. Após 5 horas, depois de ter ficado cerca de 2 minutos no fundo, em 60 mergulhos, ele desenvolveu dor nas articulações, dificuldade de respiração, embaçamento de visão e dores abdominais. Foi colocado em uma câmara de descompressão a 6 atm de pressão, e os sintomas desapareceram rapidamente. Então, foi gradativamente se adaptando a 1 atm de pressão, de acordo com as tabelas de estágio da Marinha Americana. Isso exigiu 19 horas e 57 minutos. O tratamento foi completamente bem-sucedido, mas muitos outros mergulhadores não tiveram tanta sorte (Paulev, 1965).

Se uma pessoa desenvolve a aeroembolia com a realização de mergulhos com a respiração presa, como podem as focas e as baleias, que mergulham seguidamente, evitar esse perigo? Em geral, elas vêm à superfície por segundos apenas e podem mergulhar a profundidades consideráveis.

As baleias e focas mergulham em profundidades muito maiores do que aquelas consideradas moderadas, que são um sério risco para o homem. O mergulho mais profundo de uma baleia cachalote (*Physeter catodon*) é de 1.134 m, um recorde estabelecido de uma forma muito curiosa. Um cabo transatlântico foi quebrado nessa profundidade e, quando foi retirado para reparo, um cachalote morto tinha o maxilar inferior preso ao

cabo. O modo como a mandíbula ficou presa mostrou que a baleia estava nadando no fundo quando bateu no cabo e tentou libertar-se.

Entre as focas, a melhor mergulhadora é a foca elefante do norte (*Mirounga angustirostris*). Depois de ter sido quase extinta pelos caçadores de focas no final do século XIX, ela foi recuperada e agora procria ao longo da costa oeste da América do Norte. As focas chegam no começo do inverno às praias de procriação, localizadas em ilhas ou locais remotos, onde as fêmeas dão à luz os seus filhotes e, antes de retornarem ao mar, são novamente fecundadas. Após vários meses, os animais retornam à mesma praia para trocarem de pêlo. Isto significa que dispositivos de registro podem ser acoplados a um animal enquanto ele deixa a praia de procriação, tendo-se quase certeza de que este equipamento será recuperado alguns meses depois com registros completos das atividades normais do animal, velocidades de natação, profundidade do mergulho, padrões respiratórios, frequências cardíacas e outros. A maior profundidade registrada para uma foca elefante é de 1.529 m (DeLong e Stewart, 1991). A pressão a esta profundidade é enorme, 150 atmosferas (cerca de 15.000 kPa).

Por que as focas e as baleias toleram mergulhos profundos e ascendem rapidamente sem desenvolver embolia gasosa? Existem três possibilidades: (1) são tolerantes às bolhas, (2) têm mecanismos para evitar a formação de bolhas apesar da supersaturação ou (3) não há supersaturação. As informações que temos, embora esparsas, apontam para a terceira possibilidade como a provável resposta.

A diferença mais importante entre focas e baleias de um lado, e o mergulhador humano com equipamento do outro, é que os animais não recebem um suprimento contínuo de ar. Contudo, como nos seres humanos, muitos mergulhos repetidos com os pulmões cheios de ar eventualmente produziriam embolia gasosa. Com relação a isso, é significativo que a foca expire no início de cada mergulho, em vez de mergulhar com os pulmões inflados, como as pessoas geralmente fazem. Estima-se que os pulmões de uma foca Weddell em mergulho livre esteja completamente colabado a uma profundidade de 25 a 40 m, de forma que nenhum gás consegue penetrar no sangue (Falke e col., 1985). É incerto se também as baleias expiram antes de mergulhar, mas elas têm uma traquéia excepcionalmente grande e larga. Isso pode ser

uma adaptação para permitir que ela ventile os pulmões rapidamente quando vai brevemente à superfície para respirar.

Tão importante, ou mais, é que os pulmões são relativamente pequenos com relação ao grande volume das vias aéreas superiores (Scholander, 1940). Quando uma baleia mergulha, a pressão crescente da água comprime os pulmões e força o ar para a grande traquéia, que é rigidamente reforçada por anéis ósseos circulares. Se o volume da traquéia não comprimível for um décimo do volume do pulmão, este fica completamente colabado e todo o ar é forçado para a traquéia a 100 m de profundidade. Sem ar nos pulmões, o nitrogênio não pode entrar no sangue, como ocorre no homem. Outra razão pela qual o nitrogênio não entra no sangue é que o fluxo sanguíneo para o pulmão é mínimo durante o mergulho; assim, mesmo se o pulmão contiver um pouco de ar antes que o animal atinja uma profundidade em que o pulmão se colapsa, entrará pouco nitrogênio no sangue.

Toxicidade do oxigênio

O oxigênio puro a 1 atm de pressão é prejudicial para a maioria dos animais de sangue quente. Um homem pode respirar com segurança O_2 a 100% durante 12 horas, mas, após 24 horas, ele sente angústia subesternal e irritação crescente dos pulmões. Ratos mantidos em oxigênio puro morrem com sintomas de grave irritação pulmonar após alguns dias. Se a pressão de oxigênio for maior que 1 atm, desenvolver-se-ão sintomas nervosos antes da irritação geral dos órgãos respiratórios. A respiração continuada de oxigênio a 2 atm de pressão causa convulsões e o exercício reduz a tolerância. Uma pressão de oxigênio de 3 atm pode ser tolerada pelo homem no máximo por algumas horas e a exposição maior deve ser evitada.

A importância da toxicidade do oxigênio no mergulho é óbvia. Se o mergulhador descer a 40 m e o suprimento for de ar comprimido, ele respirará a uma pressão total de 5 atm. Como 1/5 do ar é oxigênio, a pressão parcial de oxigênio é 1 atm (i.e., próximo do limite tóxico). Os mergulhos com ar comprimido em profundidade ainda maiores são, é claro, cada vez mais prejudiciais, pois a pressão parcial de oxigênio excede 1 atm.

O único modo prático do mergulhador trabalhar a 40 m ou mais e evitar a toxicidade do oxigênio é diminuir o conteúdo de oxigênio do ar que respira. Um mergulhador

que trabalha a 40 m (5 atm) poderia ter um suprimento com gás que contenha O_2 a 10% e N_2 a 90%. Então ele respiraria oxigênio a uma pressão parcial de 0,5 atm, que é completamente seguro. Em uma profundidade maior, o conteúdo de oxigênio da mistura gasosa deve ser ainda mais reduzido e, para diminuir o risco de aeroembolia durante a descompressão, o nitrogênio deve ser parcial ou completamente substituído por outros gases, como o hélio.

Efeitos narcóticos dos gases inertes

A profundidade na qual uma pessoa pode mergulhar com segurança também é limitada pelos efeitos fisiológicos diretos dos gases inertes. O nitrogênio a várias atmosferas de pressão tem um efeito narcótico, similar ao do ácido nitroso (gás hilariante), mas requer pressões mais altas.

O efeito narcótico leva um tempo para se desenvolver, mas a uma profundidade de cerca de 100 m, ele é tão grave que as misturas nitrogênio/oxigênio não podem ser usadas. Portanto, é necessário usar outros gases, de preferência, o hélio. O hidrogênio é outra possibilidade, embora seja muito mais arriscado para manusear por causa do perigo de explosões. Eventualmente, o hélio sob pressão também tem efeitos colaterais fisiológicos graves, limitando assim a profundidade na qual é possível mergulhar, mesmo para uma pessoa bem equipada. Uma possibilidade é usar uma estrutura completamente rígida, como uma roupa de mergulho rígida reforçada ou um batiscafo, nos quais uma pressão baixa pode ser mantida.

Os animais que mergulham não estão sujeitos aos efeitos narcóticos dos gases inertes (ou à toxicidade do oxigênio) pela simples razão de que eles não têm suprimento contínuo de ar para respirar durante o mergulho.

Suprimento de oxigênio durante o mergulho

Para uma pessoa que mergulha sem equipamento, a necessidade mais imediata é obter oxigênio. Em geral, ela enche os pulmões para aumentar a quantidade de ar que carrega consigo, adiando o momento de voltar à superfície para respirar novamente. Existem, contudo, muitas possibilidades teóricas para aumentar o tempo de mergulho (Tab. 5.5). Algumas delas são, do ponto de vista fisiológico, não factíveis ou não se sabe que

Tabela 5.5 Possíveis soluções para aumentar o tempo embaixo d'água para os animais que mergulham. As soluções entre colchetes não são muito usadas; são improváveis ou impossíveis do ponto de vista fisiológico.

<i>Armazenagem de oxigênio aumentada</i>
[Maior tamanho do pulmão]
Sangue: maior volume sangüíneo e conteúdo mais elevado de hemoglobina
Tecidos: hemoglobina muscular mais elevada
[Armazenagem desconhecida de oxigênio]
<i>Uso de processos anaeróbios</i>
Formação de ácido láctico
[Receptores de hidrogênio desconhecidos]
<i>Menor consumo de oxigênio</i>
Taxa metabólica menor
<i>Respiração aquática</i>
Respiração cutânea (rãs, serpentes marinhas)
Respiração esofágica ou retal (algumas tartarugas)
[Respiração na água (testada apenas experimentalmente)]

sejam utilizadas pelos animais. A maioria dos animais que mergulham adotou uma combinação de vários métodos possíveis, em geral resultando em desempenhos de mergulho que são surpreendentes quando comparados aos padrões humanos.

Os períodos de mergulho mais prolongados que conhecemos foram registrados para as focas elefantes. Já que estes animais retornam às praias de procriação para trocar de pêlo, um dispositivo de registro pode ser acoplado ao animal e mais tarde é recuperado com informações detalhadas sobre as atividades do animal, enquanto ele nada livremente no mar durante vários meses. Os registros mostram que estas focas, ao invés de ficarem na superfície e ocasionalmente mergulharem para se alimentar, passam a maior parte do tempo nas profundezas e retornam periodicamente à superfície para respirar. Uma foca elefante que ficou mergulhada por 120 minutos a uma profundidade de 900 m não demorou mais do que 2,5 minutos na superfície, antes de mergulhar novamente por mais 30 minutos. Outro animal ficou 40 dias sem passar nenhum período superior a 6 minutos na superfície (Hindell e col., 1992).

Armazenagem de oxigênio

Aumentar a quantidade de oxigênio no pulmão parece uma solução simples para o problema de carregar mais oxigênio durante o mergulho. Contudo, os animais que mergulham não têm volumes pulmonares maiores que outros mamíferos e muitos dos melhores mergulhadores

têm volumes pulmonares bem pequenos. Um momento de raciocínio ajuda a explicar por que isso ocorre. Primeiro, uma grande quantidade de ar no pulmão pode permitir que mais nitrogênio invada os líquidos corporais e, assim, aumente os riscos de aeroembolia. Além disso, se os pulmões forem particularmente grandes, um animal terá dificuldades em submergir inicialmente. Este último argumento pode ser um problema menor, contudo, uma vez que o animal com pulmões grandes se encontra submerso; a pressão da água comprime os pulmões e diminui a flutuabilidade, de modo que não haveria dificuldades em permanecer no fundo.

Examinemos que outros suprimentos de oxigênio estão disponíveis para uma foca no início de um mergulho e quanto tempo esse oxigênio pode durar. Essa contabilização foi fornecida pelo fisiologista norueguês P. F. Scholander, que comparou as reservas de oxigênio em uma pequena foca e em um homem (Tab. 5.6).

Uma diferença surpreendente é a pequena quantidade de oxigênio que a foca carrega nos pulmões. Em vez de encher os pulmões no início de um mergulho, as focas parecem exalar e começam a mergulhar com um volume mínimo de ar nos pulmões. Essa é a razão para a quantidade bem pequena de oxigênio nos pulmões da foca, comparada com uma pessoa, que enche os pulmões de ar quando mergulha.

A quantidade de oxigênio no sangue é uma questão muito diferente. Embora a foca pese menos da metade do homem, seu volume sangüíneo total é quase tão grande quanto. Além disso, o sangue da foca tem uma capacidade maior de transportar oxigênio que o sangue humano e, como resultado, a quantidade total de oxigênio no sangue da foca excede a do homem.

Uma alta capacidade de transporte de oxigênio do sangue é característica dos bons mergulhadores. Embora a capacidade de oxigênio do sangue humano (20 ml de O₂ por 100 ml de sangue) seja das mais altas entre os mamíferos terrestres, as focas e baleias têm capacidades de oxigênio que variam entre 30 e 40 ml por 100 ml de sangue. Há, no entanto, um limite para o aumento da capacidade de oxigênio. Os eritrócitos já se encontram, tanto quanto é possível, densamente repletos de hemoglobina e, se eles perfizerem mais de 60% do volume sangüíneo total, o sangue fica tão viscoso que o coração precisará trabalhar excessivamente para bombear o sangue pelo sistema vascular.

Tabela 5.6 Armazenagem de oxigênio na foca e no homem. Os números são aproximados (por exemplo, o conteúdo de oxigênio do sangue é inferior ao citado, porque grande parte do sangue está localizada no sistema venoso e não se encontra totalmente saturada de oxigênio) (dados sobre as focas, de Scholander, 1940).

Localização do oxigênio	Quantidade de oxigênio (ml) (ml kg ⁻¹)	
<i>Foca</i> (30 kg)		
Ar nos pulmões (350 ml, O ₂ a 16%)	55	1,8
Sangue (4,5 litros, 25 ml de O ₂ por 100 ml)	1125	37,5
Músculo (6 kg, 45 ml de O ₂ por kg)	270	9,0
Água tecidual (20 litros, 5 ml de O ₂ por litro)	100	33,5
Total	1550	51,7
<i>Homem</i> (70 kg)		
Ar nos pulmões (4,5 litros de O ₂ a 16%)	720	10,3
Sangue arterial (1½ litro, 20 ml de O ₂ por 100 ml)	300	4,3
Sangue venoso (3½ litros, 15 ml de O ₂ por 100 ml)	525	7,5
Músculo (16 kg, 15 ml de O ₂ por kg)	240	3,4
Água tecidual (40 litros, 5 ml de O ₂ por litro)	200	2,0
Total	1985	28,4

O aumento do volume sangüíneo é um modo de aumentar a quantidade total de hemoglobina no corpo, sem aumentar a viscosidade sangüínea. Essa solução é comum entre os mergulhadores bem-sucedidos, mas novamente há limites quanto à quantidade de sangue que é possível ter no corpo.

Toda a água corporal contém um pouco de oxigênio dissolvido. A quantidade depende do conteúdo de água do corpo, que é similar no homem e na foca, mas a quantidade total é pequena. Um pouco de oxigênio é dissolvido na gordura corporal, mas não é importante como reserva de oxigênio, porque a gordura é mal vascularizada e provavelmente excluída da circulação durante o mergulho.

A segunda maior quantidade de oxigênio na foca é armazenada na massa muscular. A cor vermelha do músculo dos mamíferos é causada pela hemoglobina muscular (mioglobina). Ela está localizada dentro das células musculares e, portanto, permanece mesmo depois que todo o sangue tenha sido drenado. O conteúdo de hemoglobina do músculo é muito inferior ao do sangue, mas tendo em vista a grande massa muscular do corpo,

cerca de 20% do peso corporal,* a hemoglobina muscular transporta uma quantidade substancial de oxigênio.

Os músculos da foca e da baleia têm conteúdos de mioglobina e capacidade de oxigênio muito mais elevados que os músculos dos mamíferos terrestres, e o oxigênio da mioglobina constitui uma reserva substancial (Tab. 5.7). Por causa do conteúdo de mioglobina, a carne da foca e da baleia é muito escura e quando é cozida fica quase preta, próxima da cor do chouriço.

Somando-se todo o oxigênio possível na tabela 5.6, temos a quantidade que uma foca pode conter, por quilograma de peso corporal, cerca do dobro de oxigênio que uma pessoa.

O oxigênio armazenado, quando é usado à taxa metabólica normal da foca em repouso, deve durar 5 minutos. Contudo, a foca é capaz de mergulhar por pelo menos três vezes mais tempo. A reserva total de oxigênio em um ser humano seria suficiente para suprir essa taxa metabólica em repouso por talvez 4 minutos, mas isso excede o tempo máximo de mergulho para o homem (cerca de 2 minutos, exceto em desempenhos incomuns registrados). A razão para tal é que uma pessoa não pode tolerar a depleção total de todo o oxigênio livre do corpo e o tempo máximo de mergulho é, portanto, menor que o calculado a partir das reservas totais de oxigênio. Por que, então, a foca pode mergulhar por muito mais tempo?

Não podemos excluir *a priori* alguma reserva de oxigênio desconhecida na foca, mas, com base no conhecimento atual, isso parece improvável. O que sabemos sobre os mamíferos que mergulham indica que o desempenho dos melhores mergulhadores pode ser completamente realizado sem que sejam invocados mecanismos novos e desconhecidos.

Alterações circulatórias

Uma das respostas fisiológicas mais características observadas na foca que mergulha é que a frequência cardíaca no início da submersão diminui drasticamente (Fig. 5.5). Essa queda repentina na frequência cardíaca deve ser causada por um reflexo nervoso porque, se fosse uma resposta à depleção gradual de oxigênio, ela se desenvolveria mais lentamente.

* Esse número é baixo por causa da grande quantidade de gordura no corpo da foca. Os músculos constituem uma fração muito maior da massa corpórea livre de gordura.

Tabela 5.7 Concentração de mioglobina e capacidade de oxigênio do músculo esquelético de mamíferos terrestres comparados com os que mergulham (Snyder, 1983).

		Mioglobina (g/kg de músculo)	Capacidade de oxigênio (ml de O ₂ /kg de músculo)
Terrestre	Homem	6,0	8,0
	Rato	3,0	4,0
	Cão	6,7	9,0
Baleias	Golfinho	32,5	43,6
	Toninha do porto	41,0	56,0
	Cachalote	56,7	76,0
Focas	Foca do porto	52,1	69,8
	Foca Weddell	44,6	59,8
	Foca nariz de bexiga	41,0	55,0

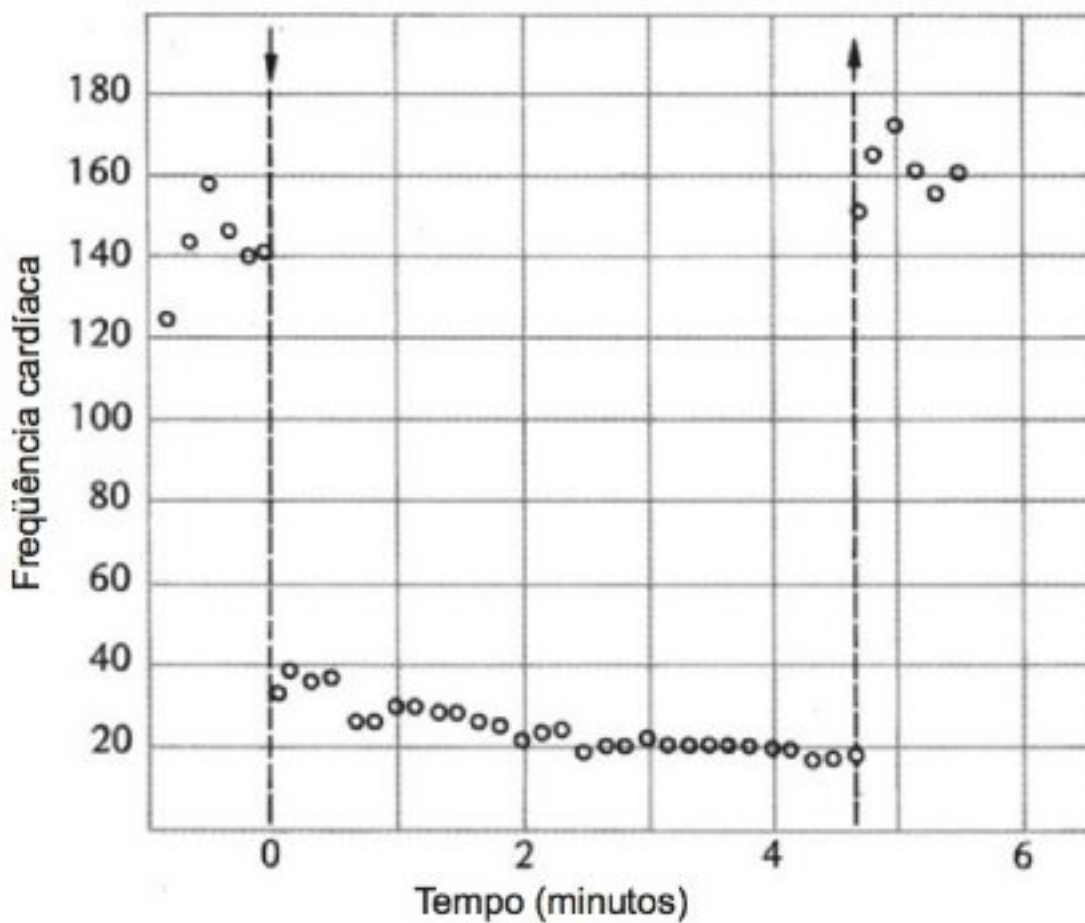


Fig. 5.5 Quando uma foca do porto treinada mergulhou voluntariamente em uma piscina, sua frequência cardíaca caiu subitamente em relação à frequência normal, de mais ou menos 150 para 40 batimentos por minuto e, durante o mergulho, a frequência cardíaca diminuiu para mais ou menos 20 batimentos por minuto. O início e o fim do mergulho estão indicados pelas linhas verticais tracejadas (Elsner, 1965).

A diminuição na frequência cardíaca durante a submersão ficou conhecida como o *reflexo do mergulho*, e foi observado em um grande número de animais, inclusive na foca, baleia, ratão do banhado e hipopótamo. Ele é muito pronunciado em experimentos de laboratório quando os animais são submersos de maneira forçada, mas também ocorre nos animais que são livres para mergulhar voluntariamente. Por exemplo, ratões do

banhado em grandes tanques apresentaram frequências cardíacas que caíram de 320, antes do mergulho, para 34 batimentos por minuto após 20 segundos de submersão voluntária (Jones e col., 1982).

As focas cinzentas (*Halichoerus grypus*), que conseguem ficar submersas por até cerca de 30 minutos, mostram quedas extremas na frequência cardíaca, especialmente durante os mergulhos mais longos. Quando respiram na superfície, a sua frequência cardíaca é de cerca de 120 batimentos por minuto; durante mergulhos longos, a frequência pode cair para apenas 4 batimentos por minuto. (Thompson e Fedak, 1993).

A diminuição do ritmo do coração não é tão pronunciada em todos os animais, e nos pássaros livres na natureza a diminuição da frequência cardíaca pode estar ausente (Kanwisher e col., 1981). Há uma diferença importante entre mamíferos e pássaros com relação ao mergulho, porque os pássaros têm volumes bem maiores de ar em seus sacos aéreos e é provável que esse ar possa ser passado pelos pulmões e usado como suprimento de oxigênio durante a submersão. Isso, por sua vez, exigiria manutenção do fluxo sanguíneo para o transporte de oxigênio para os órgãos em que ele é usado.

Um estudo realizado com serpentes marinhas, sob condições normais no mar, não conseguiu mostrar uma queda repentina da frequência cardíaca. Durante os mergulhos que duraram mais de uma hora, a frequência cardíaca diminuiu do valor normal pré-mergulho de 30 para cerca de 20 batimentos por minuto, permanecendo bastante constante durante os mergulhos (Heatwole e col., 1979). Contudo, nessas observações, o alto valor

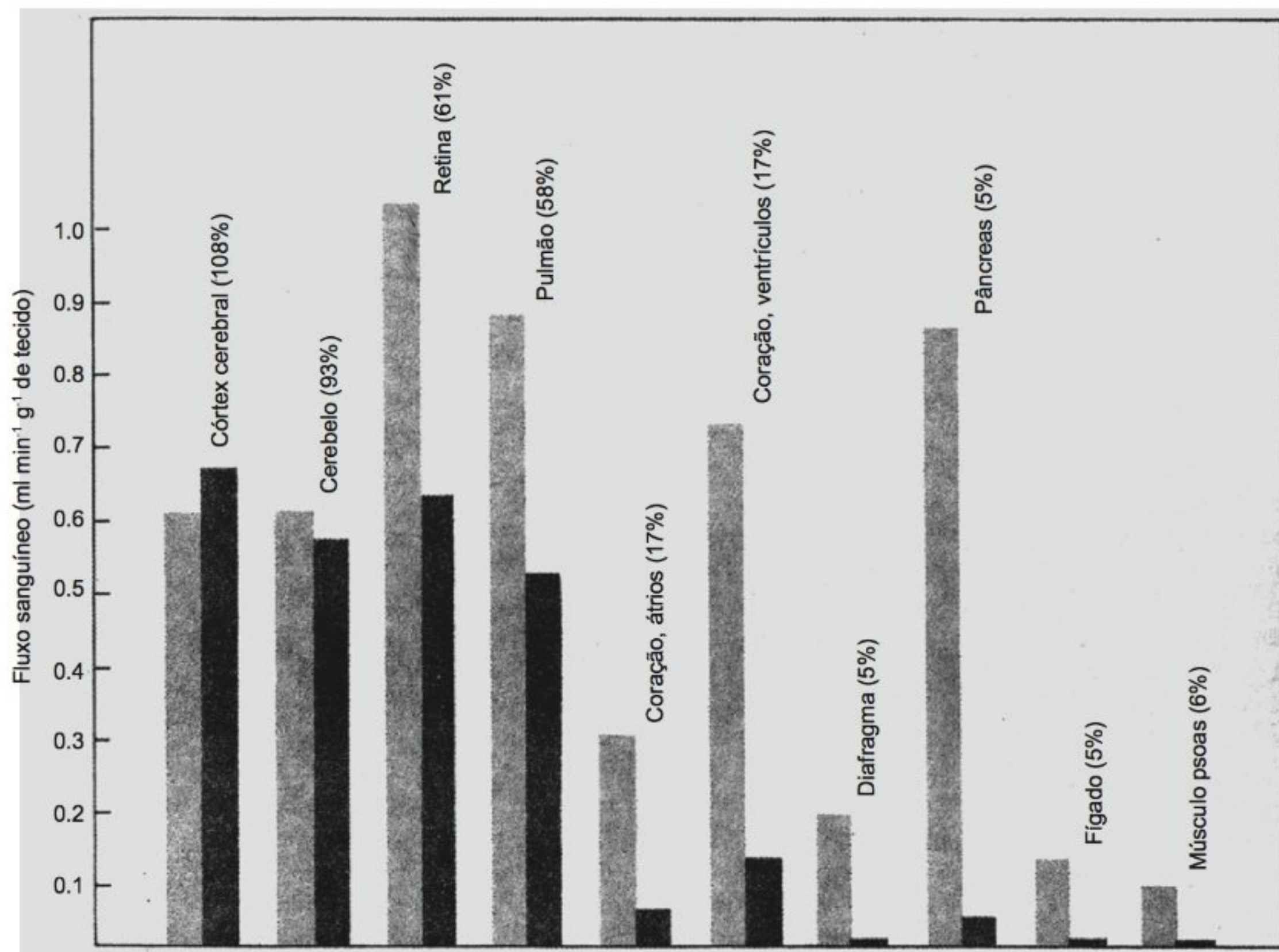


Fig. 5.6 Alterações no fluxo sanguíneo para os órgãos principais de uma foca Weddell durante a submersão. As colunas levemente sombreadas indicam o fluxo sanguíneo normal; as colunas escuras indicam o fluxo sanguíneo durante a submersão. Os números entre parênteses indicam o fluxo sanguíneo durante o mergulho em porcentagem do fluxo pré-mergulho (Dados de Zapol e col., 1979).

inicial provavelmente está ligado à manipulação antes de os animais serem liberados no mar. É provável que a manutenção da frequência cardíaca e da circulação na serpente marinha estejam relacionadas ao fato de que uma parte substancial das trocas gasosas durante o mergulho ocorra através da pele e que a circulação, portanto, seja mantida.

Apesar da diminuição da frequência cardíaca durante a submersão de um mamífero mergulhador, a pressão arterial é mantida. Isso pode acontecer apenas se a resistência periférica no sistema vascular for aumentada por meio de vasoconstrição. Com a redução do débito cardíaco, apenas os órgãos mais vitais recebem sangue, ou seja, o sistema nervoso central e o próprio coração.

Há uma redistribuição completa do fluxo sanguíneo e os músculos, assim como os órgãos abdominais, recebem pouco ou nenhum sangue durante o mergulho. De certo modo, isso torna o animal muito menor: o oxigênio é reservado para uma pequena parte do corpo – os órgãos para os quais ele é muito essencial. O oxigênio presente no sangue circulante no início do mergulho é, portanto, usado apenas lentamente e a duração de um mergulho coincide aproximadamente com o tempo necessário para a depleção total do oxigênio no sangue.

Examinemos como o fluxo sanguíneo reduzido é distribuído para os órgãos principais. Esses estudos não podem ser feitos prontamente em animais livres e, portanto, precisamos usar resultados obtidos durante a

submersão em laboratório. As observações em focas Weddell (Fig. 5.6) mostram quase nenhuma alteração no fluxo sanguíneo para o cérebro durante a submersão, enquanto o fluxo sanguíneo para a retina e para o pulmão é reduzido de mais ou menos um terço.

Em outros órgãos, contudo, a situação é muito diferente. O fluxo sanguíneo para o músculo cardíaco propriamente dito é muito reduzido. O fluxo para os átrios e ventrículos é diminuído para mais ou menos um sexto do valor da pré-submersão. Isso é razoável, em vista da diminuição acentuada da frequência cardíaca e, portanto, no trabalho que o coração deve realizar durante a submersão. O fluxo sanguíneo é diminuído ainda mais para o diafragma, que obviamente não trabalha quando a respiração está suspensa. A diminuição vai para um vigésimo do valor normal, similar à queda da circulação para o pâncreas, fígado e musculoesquelético.

A maioria dos músculos, usados com vigor ou não, quase não recebe sangue durante o mergulho. Depois que o oxigênio presente no músculo no começo foi utilizado, o trabalho dos músculos é baseado em processos anaeróbios, que levam à formação de ácido láctico. Como não há fluxo sanguíneo para os músculos, esse ácido láctico se acumula no músculo durante o mergulho e a concentração de lactato no sangue permanece baixa. Imediatamente após o mergulho, quando retorna a circulação para os músculos, a concentração de ácido láctico no sangue aumenta. (A capacidade do músculo da foca de trabalhar anaerobiamente não é exclusiva; o ácido láctico normalmente é formado nos músculos humanos durante o exercício intenso ou nas competições atléticas.)

A hemoglobina muscular em uma foca que está mergulhando provê um pouco de oxigênio, mas esse oxigênio sofre depleção no início do mergulho, dentro de um período muito mais curto que a duração normal do mergulho. A quantidade de oxigênio armazenado na hemoglobina muscular é muito pequena para explicar a longa duração de um mergulho; os ajustes circulatórios e a capacidade do músculo de trabalhar anaerobiamente são os fatores principais.

As observações experimentais em crocodilos indicam que a submersão causa uma queda na frequência cardíaca, de mais de 40 para 3 batimentos por minuto. Contudo, se os sinais forem transmitidos do animal para o aparelho de registro, por radiotelemetria, podemos

obter informações de animais que não são perturbados, livres de restrições e da presença humana.

Nos estudos telemétricos do jacaré (*Caiman crocodilus*), os animais mostraram uma desaceleração típica da frequência cardíaca (bradicardia) quando manipulados, com quedas de 28 para 5 batimentos por minuto. Contudo, na ausência do ser humano, a frequência cardíaca de animais em repouso caiu gradualmente durante um período de várias horas, para 10 a 12 batimentos por minuto. Quando esses animais mergulharam espontaneamente, a frequência cardíaca caiu apenas 1 ou 2 batimentos por minuto, ou não caiu. Se o investigador entrava na sala, por outro lado, os animais mergulhavam e a frequência cardíaca caía até 5 batimentos por minuto (Gaunt e Gans, 1969).

Esses resultados foram confirmados em crocodilos (*Alligator mississippiensis*) que vagavam livres em um lago; os mergulhos curtos voluntários não resultaram em redução da frequência cardíaca (Smith e col., 1974). Portanto, é importante fazer observações em animais sob condições que garantam o mínimo de perturbação externa.

Interessantemente, observou-se uma bradicardia reversa associada ao “mergulho” nos peixes. Quando um peixe é tirado da água, ele não pode obter oxigênio suficiente e sua frequência cardíaca diminui imediatamente. Isso foi observado tanto em teleósteos como em elasmobrânquios. Um peixe de respiração aérea, como o saltador do lodo (*Periophthalmus*) (ver Cap. 1), difere do peixe totalmente aquático, porque sua frequência cardíaca diminui quando ele escapa do ar e entra em sua toca cheia de água. Nesse particular, o saltador do lodo reage como um animal terrestre de respiração aérea que realiza um mergulho (Gordon e col., 1969).

Um registro da respiração e dos gases sanguíneos em uma foca submetida a uma submersão experimental é mostrado na figura 5.7. A parte superior do gráfico mostra que o oxigênio sanguíneo sofre uma queda gradual durante o mergulho, enquanto o dióxido de carbono aumenta correspondentemente. O ácido láctico sanguíneo é alterado apenas um pouco durante a submersão, mas uma onda de ácido láctico aparece no sangue logo que o animal volta a respirar. Esse ácido láctico, que significa um débito de oxigênio, é mais tarde gradualmente removido do sangue. Parte do ácido láctico é ressintetizado em glicogênio pelo fígado e pelos músculos, e uma

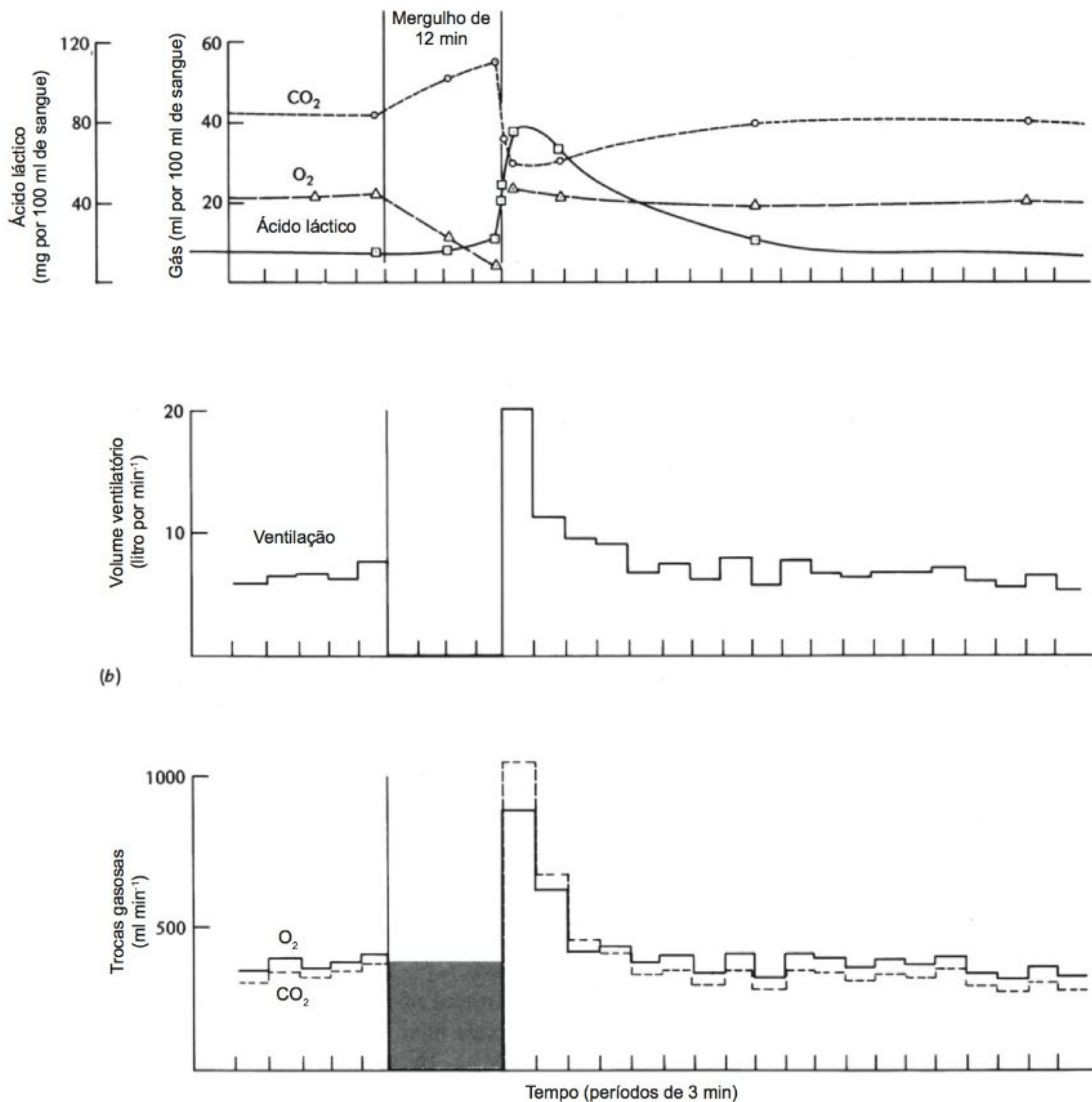


Fig. 5.7 Registro das trocas respiratórias em uma foca de 29 kg durante uma submersão experimental de 12 minutos: (1) concentrações sangüíneas de oxigênio, dióxido de carbono e ácido láctico; (b) volume ventilatório; (c) tomada de oxigênio respiratório e liberação de dióxido de carbono (Scholander, 1940).

fração menor é completamente oxidada em dióxido de carbono e água.

O gráfico central (Fig. 5.7b) mostra o volume ventilatório, que durante a submersão é zero, seguido por um aumento da ventilação do pulmão imediatamente depois.

A parte inferior do gráfico (Fig. 5.7c) mostra a tomada de oxigênio respiratório correspondente, que apresenta um aumento acentuado, imediatamente após o mergulho. Antes da submersão, a eliminação do dióxido de carbono é similar, mas um pouco inferior à tomada de oxigênio. Imediatamente após o período de submersão, há um surto na produção de dióxido de carbono. Isso ocorre porque o ácido láctico que entra na circulação a partir dos músculos retira o dióxido de carbono do bicarbonato no sangue, como vinagre despejado em soda, que remove o dióxido de carbono.

Taxa metabólica diminuída

A figura 5.7c mostra que o débito de oxigênio resultante durante o mergulho é seguido por um aumento da tomada de oxigênio. O débito de oxigênio esperado está representado pela área sombreada (que indica a taxa metabólica normal da foca). A maior tomada de oxigênio após o mergulho indica que o débito de oxigênio adquirido durante o mergulho está sendo compensado e que o aumento após o mergulho deve ser igual ao débito. Todavia, se a área sob a curva da tomada de oxigênio após o mergulho for comparada com o débito de oxigênio, a quantidade compensada parece menor. Isso poderia ser causado por um longo período dispendido nos processos para compensar o débito de oxigênio que não podem ser facilmente distinguidos das pequenas variações normais da taxa metabólica em repouso. Alternativamente, pode haver uma diminuição real da taxa metabólica durante o mergulho, de modo que o débito de oxigênio real seja menor que o sugerido pelo gráfico.

Outras comparações da tomada de oxigênio após o mergulho e o débito esperado de oxigênio mostram que a taxa metabólica reduzida é a explicação provável. No pato, o aumento observado no consumo de oxigênio após o mergulho é cerca de um quarto ou um terço do débito de oxigênio esperado; mesmo se o pato ficar exposto a uma série de mergulhos repetidos, ele não mostra sinais de acúmulo do débito de oxigênio.

Uma diminuição do metabolismo para valores abaixo das taxas normais em repouso não é esperada, porque estamos acostumados a pensar na taxa metabólica como sendo muito constante. Isso não é necessariamente o que ocorre. Devemos lembrar que, durante o mergulho, muitos órgãos ficam mal perfundidos com sangue ou sem perfusão. Os rins, que normalmente têm um fluxo sanguíneo alto e um alto consumo de oxigênio, ficam praticamente desprovidos de fluxo sanguíneo durante o mergulho e há uma cessação imediata da filtração glomerular e da produção de urina. Outros órgãos também são praticamente excluídos da circulação durante o mergulho e podemos esperar que sua atividade praticamente cesse, diminuindo assim a quantidade de oxigênio necessária para recompor o débito de oxigênio após o mergulho. A quantidade substancial de dados de campo que se tornaram disponíveis mostra que muitas focas executam mergulhos muito mais longos do que poderia ser explicado pela estimativa de suas reservas de oxigênio. Em alguns casos, há evidência de metabolismo anaeróbio, mas também há claros indícios de que uma redução nas taxas metabólicas é geralmente utilizada para atingir mergulhos mais longos (Fedak e Thompson, 1993).

Não é fácil medir a taxa metabólica *verdadeira* durante o mergulho de um mamífero ou pássaro. Os três métodos que temos para determinar as taxas metabólicas são todos inaplicáveis. A tomada de oxigênio respiratório é zero, a determinação da tomada de alimentos é inútil e a taxa de produção de calor não pode ser medida dentro do curto período de tempo do mergulho. Contudo, as tartarugas aquáticas são altamente tolerantes à submersão prolongada e ao oxigênio diminuído e sua produção de calor pode ser medida mais prontamente.

Na tartaruga que mergulha, a taxa metabólica diminui gradualmente, como mostra a curva pontilhada na figura 5.8. Após 2 horas de imersão, a produção de calor metabólico atingiu o valor mínimo, que é similar ao nível obtido se a tartaruga for submersa após respirar nitrogênio. Essa produção de calor indica o nível de processos totalmente anaeróbios mantidos na ausência de oxigênio.

Se, contudo, a tartaruga receber oxigênio puro para respirar antes do mergulho, sua produção de calor durante a submersão será inicialmente muito alta e diminuirá gradualmente à medida que o oxigênio estiver sendo consumido. Na tartaruga, então, a taxa

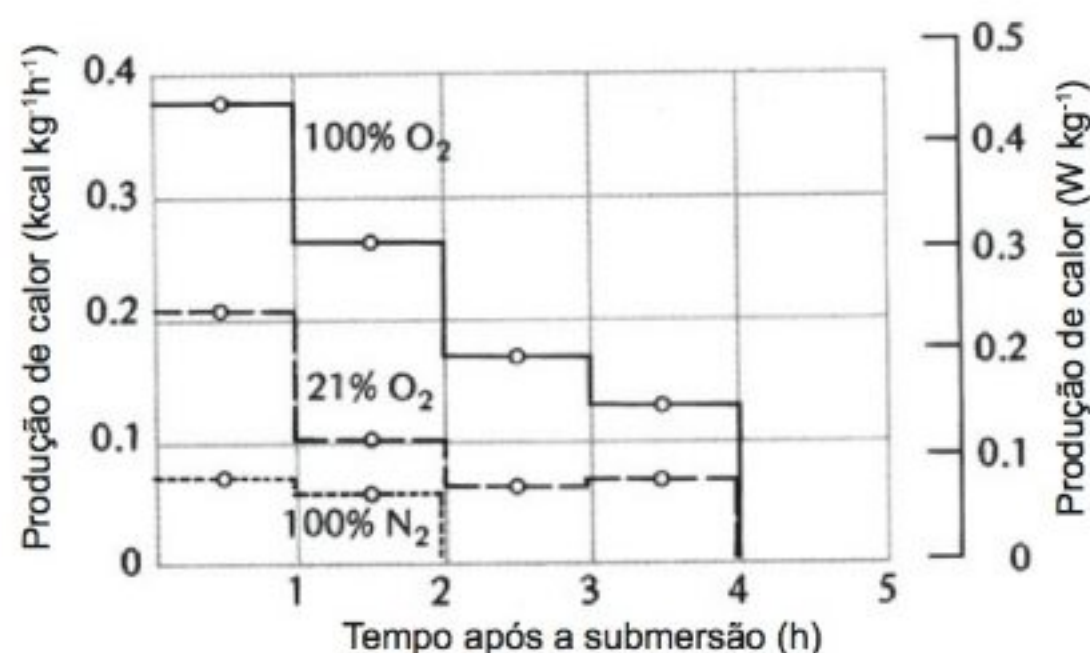


Fig. 5.8 Uma tartaruga que mergulha tem uma taxa metabólica real que é indicada pela sua produção de calor. Durante o mergulho, a taxa metabólica de uma tartaruga que respirava ar diminui gradualmente até um nível de cerca de 0,06 kcal por quilograma de peso corporal por hora, o mesmo nível de quando a tartaruga estava respirando nitrogênio puro antes do mergulho (Jackson e Schmidt-Nielsen, 1966).

metabólica é claramente dependente do oxigênio disponível e diminui gradualmente conforme o suprimento de oxigênio. Esses resultados estão totalmente de acordo com o fato de que o consumo de oxigênio do músculo em repouso não é constante, mas depende do fluxo sanguíneo (i.e., do suprimento de oxigênio) (Whalen e col., 1973).

Respiração cutânea e retal

Já foi visto quão importante é a respiração cutânea em rãs e como as salamandras sem pulmão obtêm todo o oxigênio através da pele (Cap. 1). Não há razão para acreditar que um pássaro ou um mamífero mergulhador utilize uma via similar para cobrir qualquer parte substancial de sua demanda por oxigênio. Por um lado, esses animais são grandes e suas áreas superficiais relativas são, portanto, pequenas. Por outro lado, eles são animais de sangue quente e suas demandas por oxigênio são altas. Finalmente, a natureza de suas peles é muito diferente do tegumento fino, úmido e altamente vascularizado dos anfíbios.

Os répteis que mergulham constituem um problema diferente. As tartarugas aquáticas têm uma carapaça espessa e provavelmente impermeável, mas podem utilizar a mucosa oral como auxiliar nas trocas gasosas quando permanecem submersas por longos períodos. Algumas tartarugas captam água pelo reto,

mas é incerta a importância disso para as trocas gasosas; é mais provável que elas utilizem água para ajustar suas flutuabilidades. Para reduzir a flutuabilidade, o animal expelle ar dos pulmões, mas, como a carapaça é rígida, a redução do volume pode ser compensada pela captação de água (ou recolhendo os membros para dentro da carapaça).

As tartarugas marinhas são, é claro, excelentes nadadoras e mergulhadoras. No entanto, foi uma surpresa quando se relatou que as tartarugas verdes (*Chelonia mydas*) podem, durante o inverno, submergir e ficar em estado dormiente no fundo do Golfo da Califórnia (Felger e col., 1976). As tartarugas são encontradas em profundidades de 10 a 15 m ou mais e podem permanecer imóveis por vários meses. Uma vez que os pescadores descobriram a existência dessas tartarugas e como elas podem ser localizadas com facilidade por meio de equipamentos modernos, o resultado inevitável é a pesca excessiva e o rápido desaparecimento desses animais raros. Se a tartaruga verde, enquanto submersa, depende de processos anaeróbios ou pode obter oxigênio suficiente para suas baixas demandas durante a dormência é um assunto que precisa ser estudado.

As serpentes do mar (*Pelamis platurus*), que se alimentam de pequenos peixes e mergulham a profundidades de talvez 20 m, ficam por longos períodos flutuando na superfície, mas com a cabeça submersa, enquanto procuram a presa. Nesse animal, até um terço da tomada de oxigênio pode ocorrer através da pele e mais de 90% de dióxido de carbono saem por essa via. Isso não só prolonga o tempo que a serpente pode permanecer imóvel com a cabeça submersa, mas também é útil quando ela domina e deglute uma presa grande, um processo que pode durar até 20 minutos e impedir a respiração de ar (Graham, 1974).

Respiração de líquidos

O que aconteceria se um animal terrestre tentasse respirar água? Sabemos que para o homem isso é impossível; ele se afoga. Também sabemos que 1 litro de água contém apenas uma pequena fração de oxigênio da quantidade contida em 1 litro de ar. Portanto, é razoável perguntar o que aconteceria se aumentássemos a quantidade de oxigênio dissolvido na água, o que pode ser conseguido quando se equilibra água com oxigênio sob pressão alta.

Isso foi tentado. Se a água for equilibrada com oxigênio puro a 8 atm de pressão, ela irá dissolver cerca de 200 ml de O_2 por litro (a $37^\circ C$); em outras palavras, 1 litro dessa água contém mais ou menos a mesma quantidade de oxigênio que 1 litro de ar comum.

Outra medida tem que ser tomada. Em vez de usar água para respirar, devemos utilizar uma solução salina balanceada, similar ao plasma sanguíneo. Se fosse usada apenas água, ocorreria uma rápida tomada osmótica de água pelo sangue do pulmão, resultando na hemólise dos glóbulos vermelhos e grave perda de sais. De fato, a causa real de afogamento em água doce decorre, em geral, desse efeito da água inalada. Por essa razão, a respiração artificial em geral é ineficaz para salvar vítimas de afogamento em água doce e é mais bem-sucedida nos casos de afogamento em água salgada.

A submersão completa em água supersaturada de oxigênio foi tentada com êxito em ratos e cães e os animais sobreviveram por várias horas. Os ratos introduzidos em uma câmara de pressão e submersos em água supersaturada de oxigênio, primeiro, tentaram atingir a superfície. Mas, quando foram mantidos submersos, inalaram o líquido oxigenado e, em vez de se afogarem, continuaram a respirar a solução salina oxigenada.

Uma desvantagem importante na respiração de líquidos é que a água é aproximadamente 50 vezes mais viscosa que o ar e o trabalho de respirar é correspondentemente maior. Outro problema é que os surfactantes normais que revestem o pulmão são lavados durante a respiração de fluidos; isso não causa dificuldade durante o experimento, mas, após o retorno para a respiração de ar, os pulmões tendem a colabar.

Uma limitação mais importante da respiração de líquidos é causada pela necessidade de eliminar dióxido de carbono na mesma velocidade que o oxigênio é captado. Se a PCO_2 do sangue tiver que ser mantida nos 40 mmHg normais, várias vezes mais fluido deve ser movido para dentro e para fora do pulmão. Os animais utilizados nas experiências com respiração de fluidos mostram isso claramente. Embora o sangue arterial esteja totalmente saturado de oxigênio, a concentração de dióxido de carbono aumenta muito. Esse problema é difícil de superar quando se utiliza uma solução aquosa (Kylstra, 1968).

Outra abordagem relativa à respiração de fluidos envolve o uso de certos fluidos sintéticos, como os fluoro-

carbonos, em vez de água. O oxigênio é extremamente solúvel em alguns desses fluidos orgânicos e isso alivia o problema de saturação a pressões altas de oxigênio. A solubilidade do dióxido de carbono, contudo, não é tão grande e isso causa dificuldades na aplicação prática dos fluorocarbonos. Esses fluidos foram testados em animais, que sobreviveram várias horas respirando sem complicações. Para o homem, contudo, o esquema não parece promissor para aplicação em mergulhos.

A respiração de líquidos tem uma vantagem potencial que sob certas circunstâncias muito limitadas poderia ser de valor. Como apenas fluido e nenhum gás é inalado, um gás carregador como o nitrogênio ou o hélio não é necessário. Teoricamente, isso poderia permitir a respiração de líquidos em pressões muito altas sem supersaturar os líquidos corporais com gás inerte e o perigo de aeroembolia poderia, portanto, teoricamente ser evitado. O uso prático dessa possível vantagem deve ser muito limitado.

Efeitos da pressão hidrostática alta

Os mergulhadores humanos podem operar rotineiramente em aproximadamente 200 m de profundidade (20 atm), desde que usem misturas especiais de gases como hélio-oxigênio. Mergulhos experimentais estão sendo realizados até cerca de 600 m e essa marca pode ser ampliada pelo uso de outras misturas de gases, inclusive hidrogênio.

Nós discutimos os longos períodos de descompressão necessários para evitar a aeroembolia, assim como os efeitos narcóticos e outros efeitos neurológicos dos gases que são inertes em pressões moderadas. Além disso, é possível que a alta pressão *per se* possa ter efeitos deletérios não relacionados aos efeitos dos gases. Para um organismo que respira o ar atmosférico, não há uma maneira simples de distinguir os efeitos diretos da pressão dos efeitos dos gases, porque as duas variáveis não podem ser alteradas independentemente. A questão, portanto, não é muito simples de resolver.

Quão importante é o problema da pressão alta para as focas e baleias que mergulham, que, como vimos, podem atingir profundidades que excedem os 1.100 m (cachalote) e os 1.500 m (foca elefante). Com base no que sabemos, esses animais não sofrem aeroembolia porque seus tecidos não ficam demasiadamente supersaturados

com nitrogênio. Contudo, os químicos e os bioquímicos estão conscientes de que as reações químicas e a estrutura de moléculas complexas são muito influenciadas pela pressão, sendo que antes acreditava-se que as enormes pressões nas partes mais profundas dos oceanos excluía toda a vida animal. Conforme a exploração do fundo dos oceanos foi progredindo, a vida animal foi sendo encontrada, mesmo nas grandes profundidades que excediam os 10.000 m (1.000 atm).

Quando animais de águas rasas são expostos a altas pressões, sob condições normais de temperatura e suprimento de oxigênio, as respostas variam grandemente de espécie para espécie. Muitos são estimulados a aumentar o consumo de oxigênio e em geral apresentam maior atividade em pressões de 50 ou 100 atm. Pressões altas, de algumas centenas de atmosferas, em geral são inibitórias e muitas causam a morte (MacDonald, 1975). É bem concebível que as focas e baleias não sejam afetadas pelas pressões hidrostáticas *per se*, pois os mergulhos mais profundos registrados são excepcionais e provavelmente constituem eventos raros. Quando os mergulhadores humanos operam perto do limite atual, cerca de 60 atm, é possível que os efeitos diretos da pressão hidrostática se tornem importantes.

Muitos dos efeitos básicos da pressão sobre os sistemas biológicos podem ser denominados como os efeitos da pressão sobre a estrutura das proteínas e o efeito sobre a ionização de ácidos fracos. Os aumentos da pressão tendem a favorecer a dissociação de ácidos fracos e bases e a pressão também afeta as constantes de velocidade das reações químicas.

O efeito mais importante, do ponto de vista biológico, sobre as proteínas provavelmente é junto a sua estrutura terciária – o modo pelo qual a molécula de proteína dobra-se sobre si mesma, com ligações e outras interações fracas, proporcionando estabilização. A pressão tem um efeito considerável sobre a estrutura terciária, que por sua vez, é responsável por muitas das características importantes das moléculas de proteína, enzimas, proteínas contráteis do músculo, proteínas estruturais das membranas e assim por diante (Somero e Hochachka, 1976).

No organismo intacto, esses efeitos provavelmente são expressos como desarranjos na transmissão nervosa e no sistema nervoso, contração muscular, transporte do oxigênio no sangue, funcionamento das membranas

e mecanismos de transporte de íons. Os processos bioquímicos complexos de expressão e transcrição gênicas, pela síntese de RNA mensageiro, são extremamente sensíveis à pressão e o desenvolvimento embrionário, portanto, é seriamente afetado.

Os organismos que vivem em profundidades abissais nos oceanos são fisiologicamente adaptados para funcionar nas altas pressões em que vivem normalmente. As adaptações funcionais de seus componentes protéicos, enzimas e outros sistemas são atualmente temas de intensivos estudos.

Os experimentos com animais vivos são tecnicamente muito exigentes porque os organismos de grandes profundidades são difíceis de serem coletados e precisam ser mantidos frios, se possível, sob alta pressão durante todo o transporte para a superfície e durante os experimentos. Não é fácil realizar experimentos dentro de um recipiente fechado que precisa ser capaz de resistir a pressões de várias centenas de atmosferas!

TAXA METABÓLICA E TAMANHO CORPÓREO

Mamíferos

Retornemos à discussão sobre os mamíferos mergulhadores. As grandes baleias podem ficar submersas por duas horas ou mais, mas o mergulhador muito pequeno, como o musaranho aquático, faz mergulhos que raramente excedem meio minuto. De modo geral, quanto maior for o mamífero mergulhador, mais longos são os mergulhos que ele pode realizar. Por que essa diferença? A resposta é que a taxa de consumo de oxigênio relativa ao tamanho corpóreo é muito mais alta no mamífero pequeno que no mamífero maior.

Comparemos animais pequenos e grandes com respeito a esse aspecto. As taxas de consumo de oxigênio de vários mamíferos estão relacionadas na tabela 5.8. O maior animal terrestre, o elefante, é um milhão de vezes maior que o menor, o musaranho, e seu consumo total de oxigênio, evidentemente, deve ser muito mais alto. No entanto, não temos uma avaliação boa dos dois animais pela comparação de seu consumo total de oxigênio. Se, em vez disso, calcularmos a taxa de consumo de oxigênio por unidade de massa corpórea, o *con-*

Tabela 5.8 Taxas de consumo de oxigênio observadas em mamíferos com vários tamanhos corpóreos.

Animal	Massa corpórea, M_b (kg)	Consumo total de O_2 , $\dot{V}O_2$ (litro de O_2 h ⁻¹)	Consumo de O_2 por quilograma, $\dot{V}O_2/M_b$ (litro de O_2 kg ⁻¹ h ⁻¹)
Musaranho ^a	0,0048	0,0355	7,40
Rato da colheita ^b	0,0090	0,0225	2,50
Rato canguru ^c	0,0152	0,0273	1,80
Rato ^d	0,025	0,041	1,65
Esquilo do chão ^e	0,096	0,09	0,93
Rato ^d	0,290	0,25	0,87
Gato ^d	2,5	1,70	0,68
Cachorro ^d	11,7	3,87	0,33
Ovelha ^d	42,7	9,59	0,22
Homem ^d	70	14,76	0,21
Cavalo ^d	650	71,10	0,11
Elefante ^d	3 833	268,00	0,07

^aHawkins e col. (1960). ^bPearson (1960). ^cBartholomew e MacMillen (1961). ^dBrody (1945). ^eHudson (1962).

*sumo de oxigênio específico** (última coluna), encontramos um quadro surpreendente da relação entre o tamanho corpóreo e o consumo de oxigênio.

Vemos que a taxa de consumo de oxigênio por grama diminui consistentemente com o aumento do tamanho corpóreo. Isso fica ainda mais aparente se os dados forem plotados em um gráfico (Fig. 5.9). Nesse gráfico, a abscissa tem uma escala logarítmica; caso contrário, todos os valores para os animais de tamanho médio a pequeno ficariam aglomerados na parte esquerda do gráfico. A ordenada, por outro lado, tem uma escala linear, e podemos ver que 1 g de tecido de musaranho consome oxigênio a uma taxa mais ou menos 100 vezes maior que 1 g de tecido de elefante. Esse enorme aumento no consumo de oxigênio do animal pequeno requer que o suprimento de oxigênio e, assim, o fluxo sangüíneo, para 1 g de tecido, seja cerca de 100 vezes maior no musaranho que no elefante. Outras variáveis fisiológicas – função cardíaca, respiração, ingestão de alimentos e assim por diante – devem ser afetadas de um modo similar.

* A palavra específico, usada para uma quantidade física, significa “dividido pela massa”. Assim, consumo de oxigênio específico significa “consumo de oxigênio por unidade de massa”.

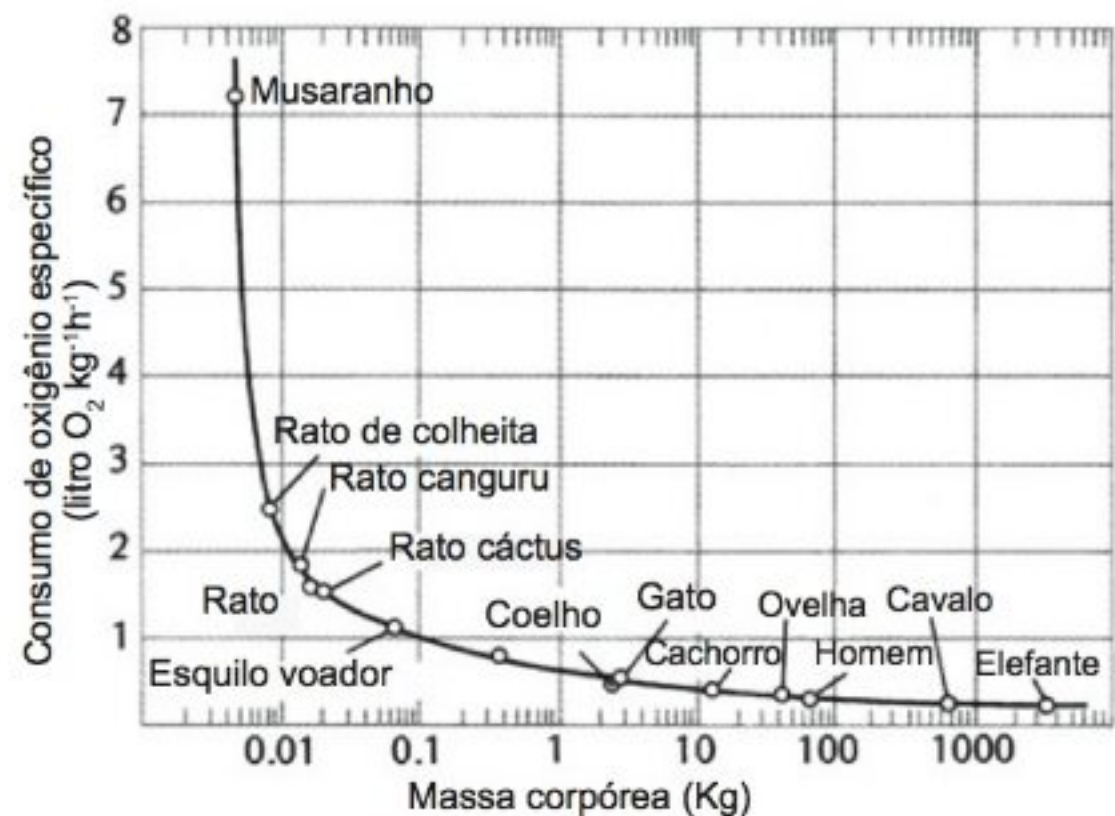


Fig. 5.9 Taxas de consumo de oxigênio específico observadas em vários mamíferos. O consumo por unidade de massa corpórea aumenta rapidamente com a diminuição do tamanho corpóreo. Observe que a abscissa tem uma escala logarítmica e que a ordenada tem escala aritmética. (Dados da Tab. 5.8.)

Se colocarmos os dados da tabela 5.8 em um gráfico com uma escala logarítmica em ambas as coordenadas, os pontos cairão mais ou menos ao longo de uma linha reta única (Fig. 5.10). Essa reta de regressão expressa a generalização de que o consumo de oxigênio dos mamíferos, por unidade de massa corpórea, diminui regularmente com o aumento do tamanho corpóreo;

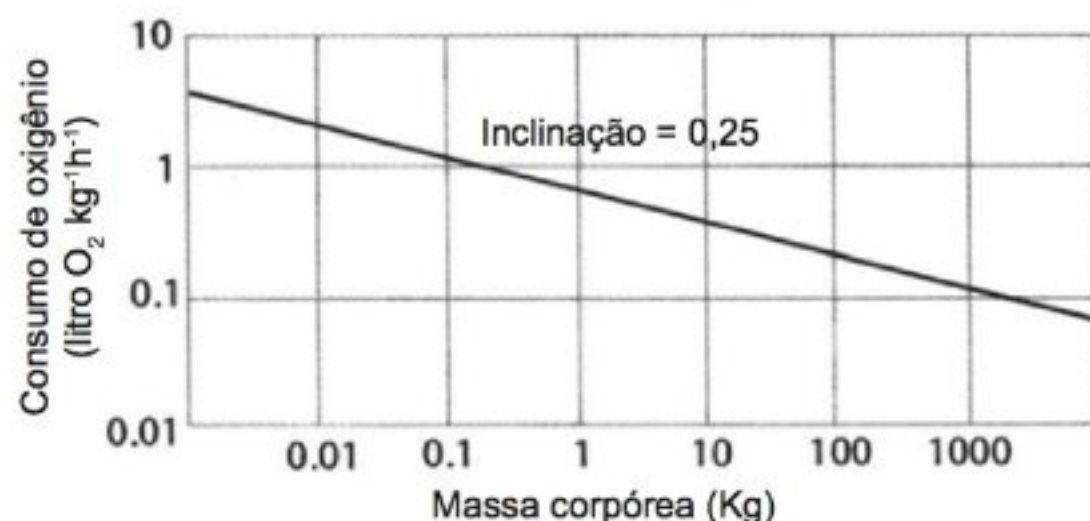


Fig. 5.10 As taxas de consumo de vários mamíferos, quando calculadas por unidade de massa corpórea e plotadas em relação à massa corpórea em coordenadas logarítmicas, tendem a cair ao longo de uma reta de regressão com uma inclinação de -0,25.

ela também fornece uma explicação quantitativa da magnitude da diminuição.

Podemos usar esse gráfico para obter o consumo de oxigênio “esperado” para um mamífero de um determinado tamanho. Por exemplo, espera-se que um mamífero típico de 1 kg de tamanho tenha consumo de oxigênio de cerca de 0,7 litros de O₂ por hora. Se considerarmos que um mink que pesa 1 kg tem uma taxa de consumo de oxigênio duas vezes mais alta que o indicado para o mamífero de 1 kg no gráfico, dizemos que o mink tem um consumo de oxigênio mais alto do que o esperado para o mamífero típico de seu tamanho.

Em vez de usar o gráfico, a reta de regressão pode ser representada pela equação:

$$\dot{V}O_2 / M_b = 0,676 \times M_b^{-0,25}$$

em que $\dot{V}O_2 / M_b$ é o consumo de oxigênio específico em litros de O₂ por kg de massa corpórea por hora (litro de O₂ kg⁻¹ h⁻¹) e M_b é a massa corpórea em kg. Essa equação geral está baseada em numerosas observações obtidas a partir de uma variedade muito maior de mamífero que a relacionada na tabela 5.8 e cujos tamanhos variam de poucos gramas a várias toneladas. As observações sobre uma única espécie podem desviar-se mais ou menos da reta, que representa apenas o melhor ajuste obtida a partir de todos os dados disponíveis. Vários autores chegaram a constantes numéricas ligeiramente diferentes (por exemplo, um expoente de inclinação de -0,27), mas essas diferenças são muito pequenas para serem estatisticamente válidas (Kleiber, 1961).

É mais fácil compreender o significado da equação acima se ela for escrita na forma logarítmica:

$$\log \dot{V}O_2 / M_b = \log 0,676 - 0,25 \log M_b$$

Essa equação tem a forma geral $y = a + bx$, que representa uma reta com inclinação b . Na equação metabólica acima, a inclinação negativa ($b = -0,25$) (ver também Apêndice C).

Se voltarmos para a tabela 5.8 e considerarmos o consumo de oxigênio de todo o animal (coluna 2) encontraremos, é claro, que um elefante inteiro consome mais oxigênio que um rato. Se os dados forem plotados em coordenadas logarítmicas, obteremos uma linha reta com uma inclinação positiva de 0,75. A equação para a reta de regressão é:

$$\dot{V}O_2 = 0,676 M_b^{0,75}$$

Essa equação pode ser derivada da equação precedente, multiplicando-se ambos os lados pela massa corpórea ($M_b^{1,0}$). Nessa forma logarítmica, a equação é:

$$\log \dot{V}O_2 = \log 0,676 + 0,75 \log M_b$$

Os dados que relacionam o consumo de oxigênio com o tamanho corpóreo foram compilados a partir de todos os tipos de animais, tanto vertebrados como invertebrados. O consumo de oxigênio é na maior parte inferior para os vertebrados de sangue frio que para os de sangue quente, mas os dados novamente tendem a cair em linhas retas com inclinações de cerca de 0,75 (Fig. 5.11).^{*} Muitos animais invertebrados também têm taxas de consumo de oxigênio que caem na mesma reta de regressão ou em

^{*} Embora a taxa metabólica de um organismo seja medida mais freqüentemente como a taxa de consumo de oxigênio, muitos autores recalculam suas observações para obtenção da produção de calor, em que 1 litro de oxigênio (STP) equivale a 4,8 kcal. As taxas metabólicas mostradas nas figuras 5.11, 5.12 e 5.13 têm na ordenada esquerda anotação em quilocalorias por hora e, na ordenada direita, a escala correspondente em litros de oxigênio por hora.

A unidade SI para energia (nesse caso, calor) é o joule (J) e 1 cal = 4,184 J. Uma produção de calor de 1 kcal h⁻¹ = 1,1622 J s⁻¹ ou (como 1 J s⁻¹ = 1 W), 1,1622 W. Uma taxa metabólica de 1 litro de O₂ por hora é igual a 5,5787 W. Para outros usos de fatores de conversão, ver Apêndice A.

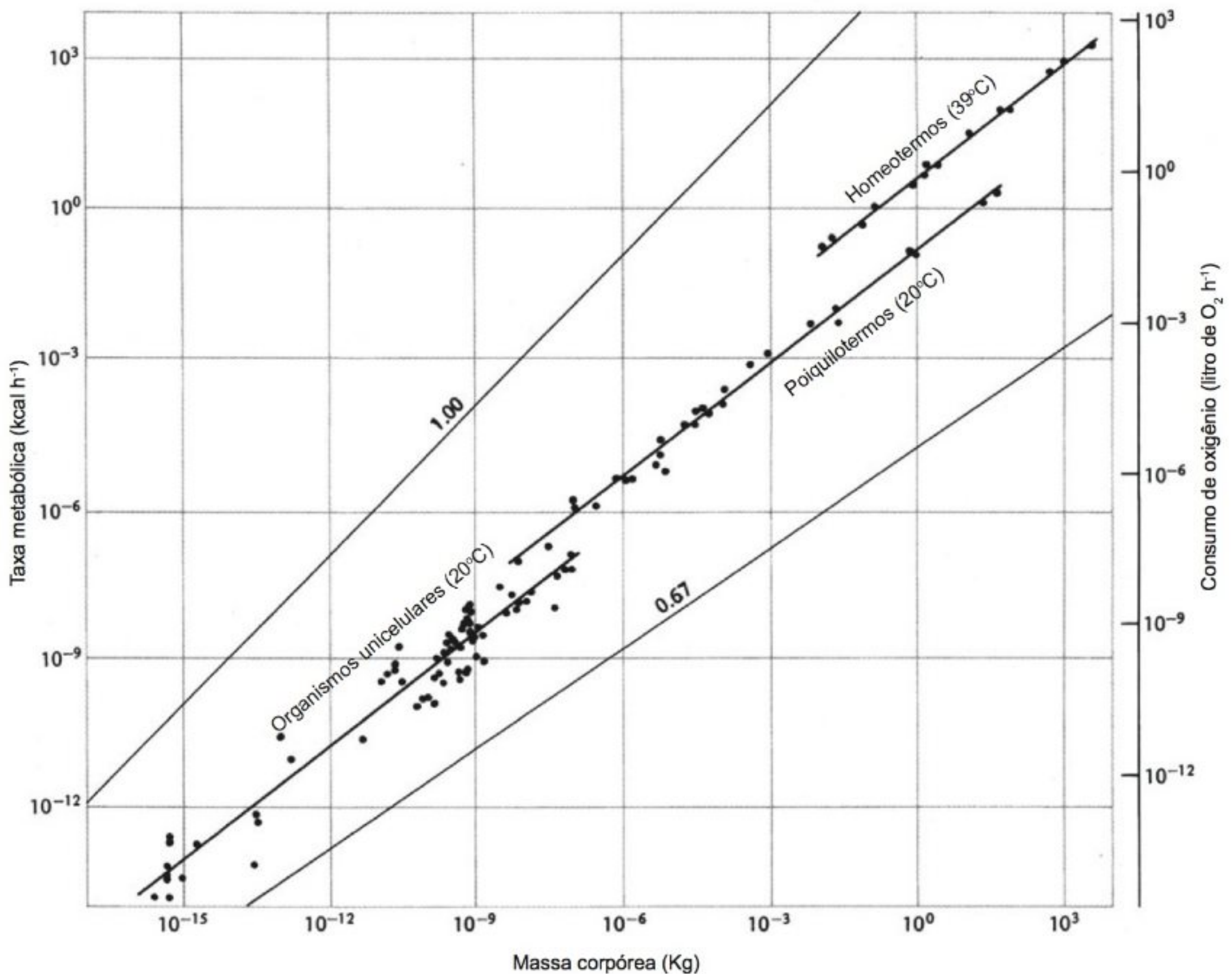


Fig. 5.11 As taxas de consumo de oxigênio em uma ampla variedade de organismos, quando plotadas contra a massa corpórea (log das coordenadas), tendem a cair ao longo de retas de regressão com inclinação de 0,75. Observe que cada divisão nas coordenadas significa uma alteração de 1.000 vezes (Hemmingsen, 1960).

retas similares, embora existam algumas exceções a essa regra geral. Por exemplo, alguns insetos, caracóis pulmonados e poucos outros grupos têm taxas de consumo de oxigênio que caem em retas de regressão com inclinações próximas de 1,0. Uma inclinação de 1,0 significa que a taxa de consumo de oxigênio é diretamente proporcional à massa corpórea (isto é, um animal duas vezes maior consome duas vezes mais oxigênio, etc.).

As taxas de consumo de oxigênio de microorganismos também caem em retas com uma inclinação similar e mesmo certas árvores apresentam a mesma relação

entre consumo de oxigênio e tamanho (Hemmingsen, 1960). O fato de que o consumo de oxigênio mantém a mesma relação com o tamanho em tantos organismos diferentes sugere que o fenômeno representa uma regra biológica geral.

Vários fisiologistas que trabalharam com esses problemas tentaram obter uma explicação racional para a relação entre consumo de oxigênio, ou taxa metabólica e tamanho corpóreo.

Há quase 100 anos, o fisiologista alemão Max Rubner examinou as taxas metabólicas de cães de vários ta-



TAMANHO CORPÓREO Essa fotografia de alta velocidade de um musaranho atacando uma barata que lhe foi atirada como alimento dá uma boa impressão dos tamanhos relativos de um dos menores mamíferos e um inseto moderadamente grande (cortesia de Peter Morrison, Universidade do Alasca; em *Physiological Zoology* 32:263, 1959 © University of Chicago Press).

manhos. Ele observou que os cães menores tinham uma taxa metabólica por unidade de massa corpórea maior que os cães maiores, um achado inteiramente de acordo com a discussão acima. Rubner teve a boa idéia de achar que essa relação poderia ser atribuída ao fato de que um animal menor tem uma superfície corporal maior, em relação à massa, que um animal grande.

Como os cães pequenos e grandes têm a mesma temperatura corpórea, para se manterem quentes, devem produzir calor metabólico na mesma proporção que a perda de calor. Os cães pequenos, por causa de sua superfície relativa maior, devem, portanto, produzir uma quantidade maior de calor por unidade de massa corpórea. Rubner então calculou a produção de calor por metro quadrado de superfície corpórea e descobriu que ela era cerca de 1.000 kcal por m² de superfície corpórea por dia, em cães grandes e pequenos. Ele pensou, então, que sua teoria tinha sido confirmada e que a taxa metabólica era determinada pela área superficial e pela necessidade de manter-se quente, uma conclusão que ficou conhecida como a *regra de superfície de Rubner*.

Infelizmente, as inclinações das retas de regressão na figura 5.11 não podem ser explicadas pela necessidade de compensar a perda de calor, porque a regulação da temperatura não constitui um problema para peixes ou crustáceos, ou para as árvores de faia, que apresentam a mesma relação entre taxa metabólica e tamanho corpóreo que os mamíferos. Além disso, se a taxa metabólica fosse realmente proporcional à superfície, as inclinações das retas de regressão na figura 5.11 deveriam ser 0,67.* Na realidade, as inclinações estão mais próximas de 0,75. O fato de que os vertebrados

de sangue frio assim como muitos invertebrados (e pelo menos algumas plantas) terem retas de regressão com a mesma inclinação exclui a possibilidade de que a regulação da temperatura seja a causa principal da regularidade das retas de regressão.

A relação entre a taxa metabólica e o tamanho corpóreo e o valor de 0,75 para a inclinação das retas de regressão não é fácil de explicar. Podemos dizer, contudo, que seria quase impossível projetar mamíferos de tamanhos corpóreos muito diferentes que pudessem acompanhar uma reta de regressão metabólica com inclinação de 1,0 (isto é, com taxas metabólicas diretamente proporcionais à massa corpórea). Kleiber (1961) calculou que, se um boi fosse projetado com a taxa metabólica específica de um rato, para dissipar calor na velocidade em que é produzido, a temperatura superficial do boi teria que estar bem acima do ponto de ebulição. Inversamente, se dermos ao rato a taxa metabólica específica de um boi, para que ele se mantivesse quente, seria necessário como isolante uma pelagem de pelo menos 20 cm de espessura.

É importante compreender que muitos processos fisiológicos, não só a perda de calor, são funções da área de superfície. De fato, para “projetar” um organismo que funcione, seria necessário incluir uma consideração

* Se dois corpos de tamanhos diferentes forem geometricamente similares, suas áreas superficiais estarão relacionadas com o quadrado de uma dimensão linear correspondente e seus volumes com o cubo da dimensão linear. Suas áreas, portanto, estarão relacionadas com o volume elevado à potência 2/3 ou 0,67. Alguns minutos dispendidos nas relações entre os cantos, superfícies e volumes de cubos de diferentes tamanhos servirão para esclarecer essa regra, que aplica-se a qualquer corpo geometricamente similar.

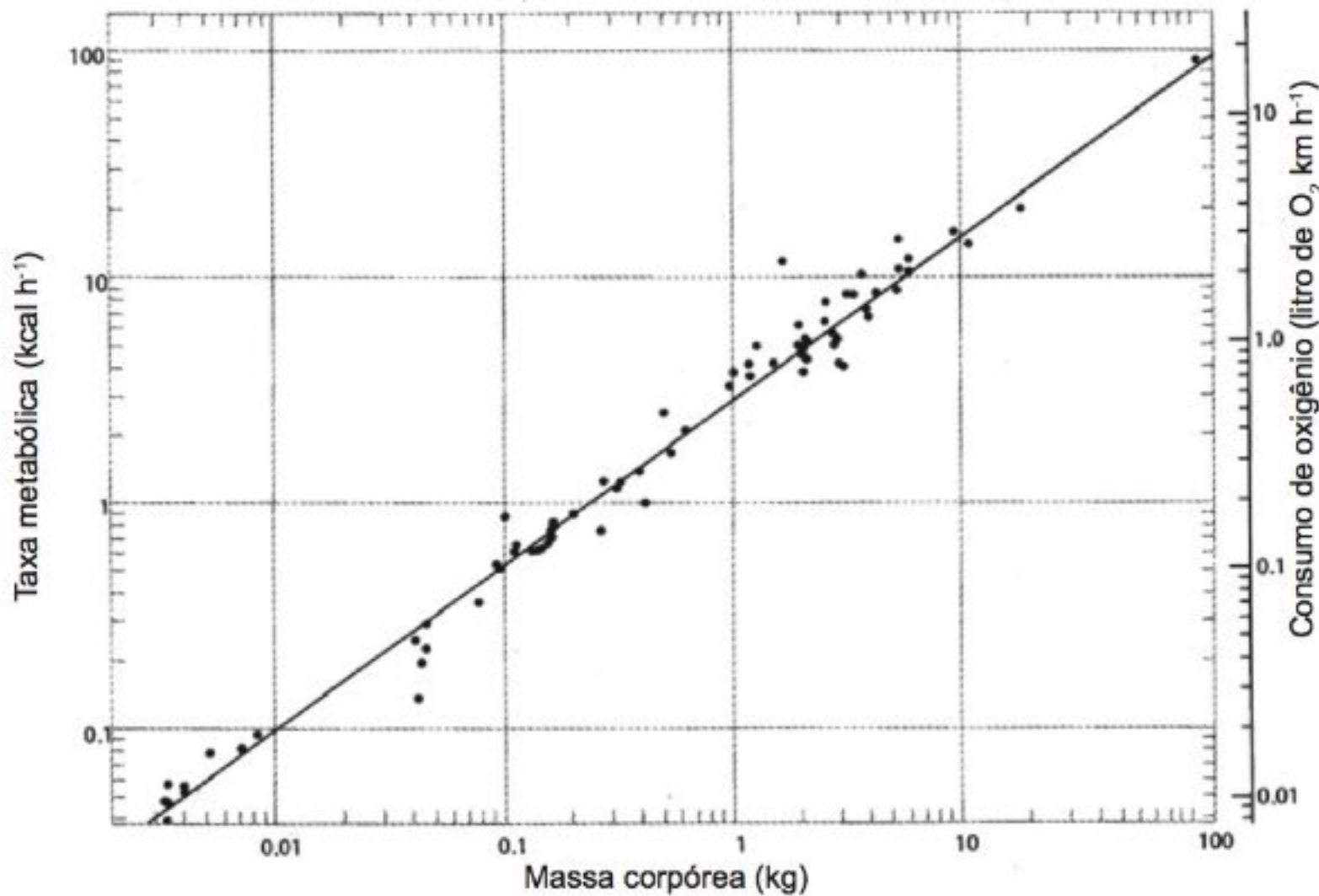


Fig. 5.12 O consumo de oxigênio durante o repouso (taxa metabólica) dos pássaros aumenta com o tamanho corpóreo. A inclinação mostrada aqui indica que, para um não passeriforme de determinado tamanho, o consumo de oxigênio é similar ao de um mamífero de mesmo tamanho. Os passeriformes, como grupo, têm taxas metabólicas maiores (Lasiewski e Dawson, 1967).

meticulosa das áreas de superfície. Um grande número de processos fisiológicos estão relacionados com a superfície: a tomada de oxigênio nos pulmões ou nas brânquias depende da área desses órgãos; a difusão de oxigênio do sangue para os tecidos ocorre através das paredes dos capilares, também uma função da superfície; a tomada de alimentos no intestino depende da área de superfície do intestino e assim por diante. De fato, todas as células têm superfícies através das quais os nutrientes e o oxigênio devem penetrar e os produtos metabólicos devem sair.

As células mantêm uma composição iônica diferente da do líquido extracelular e a diferença deve ser, por sua vez, mantida pelos processos relacionados com a área de superfície. Portanto, é fácil compreender por que o metabolismo como um todo não pode ser visto independentemente de considerações que levem em conta a superfície; é mais difícil explicar por que ele varia desse modo regular, fazendo com que a inclinação das retas de regressão que discutimos seja geralmente 0,75 ou muito próximo desse valor.

Aves

Discutimos a taxa metabólica de mamíferos e seria interessante saber se o outro grupo importante de ver-

tebrados de sangue quente, as aves, têm taxas metabólicas similares. Os passeriformes (pardais, tentilhões, corvos, etc.), principalmente, têm taxas metabólicas um pouco mais altas que os não passeriformes e, portanto, dividiremos as aves em dois grupos distintos. As taxas metabólicas foram compiladas para 58 espécies de não passeriformes, cujos tamanhos variaram de 0,003 kg no colibri a 100 kg no avestruz (Fig. 5.12). A equação da reta de regressão corresponde a

$$\dot{V}O_2 = 0,679 \times M_b^{0,723}$$

Essa equação é similar à dos mamíferos, $\dot{V}O_2 = 0,676 \times M_b^{0,75}$ ($\dot{V}O_2$, em litros de O_2 por hora e M_b em quilogramas). Essa similaridade entre mamíferos e aves significa que um mamífero e um não passeriforme de mesmo tamanho corpóreo, provavelmente, têm a mesma taxa metabólica.

Os dados disponíveis para 36 espécies de passeriformes, cujos tamanhos variam de 0,006 a 0,866 kg, resultam na equação:

$$\dot{V}O_2 = 1,11 \times M_b^{0,724}$$

A inclinação das retas de regressão para os passeriformes e não passeriformes é, portanto, a mesma, mas a taxa metabólica de um passeriforme é mais alta que a dos não passeriformes do mesmo tamanho, em cerca de 65% (a diferença entre 1,11 e 0,679). É óbvio que qualquer espécie isolada pode se desviar mais ou menos das retas de regressão, o que representa o melhor ajuste para todos os dados disponíveis (Lasiewski e Dawson, 1967).

Marsupiais e monotrematas

A temperatura corpórea dos marsupiais (cerca de 35°C) é um pouco inferior à dos mamíferos eutérios (cerca de 38°C). Esse fato tem sido amplamente citado e em geral significa que os marsupiais são, do ponto de vista fisiológico, intermediários entre os monotrematas “inferiores” (que têm temperatura corporal ainda mais baixa, cerca de 30°C) e os mamíferos eutérios “superiores”.

Não há razão *a priori* para considerar uma temperatura corpórea mais baixa como sendo fisiologicamente inferior, pois os marsupiais regulam suas temperaturas corpóreas de forma efetiva numa ampla variação de condições externas. Se a temperatura corpórea baixa indicar “menor” no sentido de “inferior”, as aves seriam “superiores” aos mamíferos, porque elas mantêm temperaturas corpóreas mais altas (a maioria ao redor de 40 a 42°C).

Essas diferenças na temperatura corpórea tornam interessante a comparação do metabolismo energético dos vários grupos e a averiguação se os marsupiais como um todo aderem a um padrão similar ao dos outros vertebrados de sangue quente. Um estudo dos marsupiais australianos, cujos tamanhos variaram entre 0,009 e 54 kg, mostrou que a taxa metabólica variou em função do tamanho corpóreo de modo similar aos mamíferos eutérios, mas, como um todo, em um nível um pouco inferior (Dawson e Hulbert, 1970).

Expressa com as mesmas unidades usadas para os mamíferos eutérios ($\dot{V}O_2$ em litros de O_2 por hora e M_b em quilogramas), a equação para os marsupiais é

$$\dot{V}O_2 = 0,409 \times M_b^{0,75}$$

Os dados caem em uma reta com a mesma inclinação que a equação geral para os mamíferos eutérios ($\dot{V}O_2 = 0,676 \times M_b^{0,75}$), como mostra a figura 5.13. O

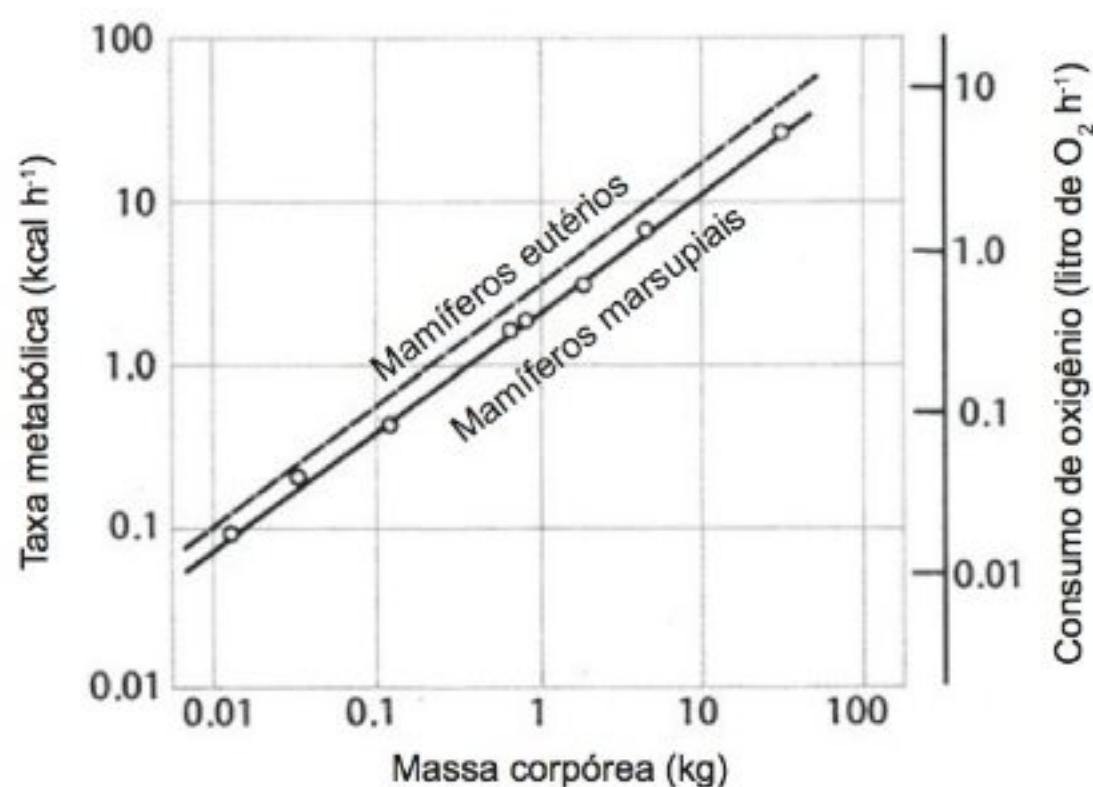


Fig. 5.13 A taxa metabólica dos marsupiais durante o repouso é consistentemente um pouco mais baixa que a dos mamíferos eutérios. O aumento com o maior tamanho corpóreo, contudo, acompanha retas de regressão de inclinação idêntica (Dawson e Hulbert, 1970).

metabolismo consistentemente menor dos marsupiais é evidente. É interessante que esse metabolismo menor dos marsupiais está associado a uma temperatura corpórea 3°C mais baixa. Contudo, não é possível dizer se a temperatura corpórea mais baixa resulta do metabolismo mais baixo ou vice-versa.

Se estimarmos qual seria o metabolismo dos marsupiais no evento de sua temperatura corporal se elevar para 38°C, encontraríamos que sua taxa metabólica “corrigida” seria similar à dos mamíferos eutérios. Esse cálculo,* realizado para os três principais grupos de mamíferos e para as aves, mostra que os monotrematas, marsupiais, mamíferos eutérios e aves não passeriformes têm taxas metabólicas similares quando corrigidas para a mesma temperatura. As aves passeriformes, contudo, caem distintamente fora dessa situação; suas taxas metabólicas são, na maioria, mais de 50% maiores, mesmo se recalculadas para uma temperatura corpórea inferior àquela que normalmente apresentam (Dawson e Hulbert, 1970).

*Para informações sobre como calcular o efeito da variação de temperatura sobre a taxa metabólica, ver capítulo 6.

TAMANHO E PROBLEMAS DE ESCALA

Nas discussões anteriores, relacionamos as taxas metabólicas com o tamanho corpóreo e derivamos equações gerais que representam essa relação. Essas equações expressam as consequências de uma variação no tamanho, ou na escala, para as taxas metabólicas dos animais.

O estudo das consequências de uma mudança no tamanho ou escala é um aspecto importante da engenharia – tão importante que a escala é considerada uma disciplina distinta. O engenheiro se depara com problemas de escala todos os dias, quando constrói prédios mais altos, pontes mais longas e navios maiores, ou nas mudanças de uma maquete em pequena escala para o produto de tamanho normal.

Em fisiologia, podemos definir *escala* como as consequências estruturais e funcionais de uma mudança no tamanho entre animais organizados de modo similar (Schmidt-Nielsen, 1984). Quando examinamos as informações disponíveis, encontramos uma multiplicidade de variáveis funcionais que estão relacionadas com o tamanho corpóreo. Já discutimos algumas das limitações sobre a taxa metabólica que prevalecem em um mamífero de determinado tamanho; existem muitas outras para um animal de determinado tamanho funcionar bem. Por exemplo, é familiar para todos nós que os ossos de um animal grande, como o elefante, sejam proporcionalmente mais pesados que os de um mamífero pequeno, por exemplo um rato. A razão é simples: os ossos devem ser capazes de suportar o peso de um animal, que aumenta com o cubo das dimensões lineares. Para apoiar o maior peso, o diâmetro dos ossos do animal grande deve, portanto, ter um aumento desproporcional.

Outras variáveis estruturais e funcionais também existem em relação ao tamanho corpóreo. Por exemplo, embora o coração de um cavalo pese muito mais que o de um rato, em ambas as espécies o coração é cerca de 0,6% da massa corpórea total (M_b). Se expressarmos isso em uma equação geral, ela seria:

$$\text{peso do coração} = 0,006 M_b^{1,0}$$

Essa equação, baseada na tomada de centenas de pesos de coração de diferentes mamíferos, mostra que o

peso do coração dos mamíferos é proporcional ao peso corpóreo (expoente de 1,0). Há, é claro, ainda espaço para uma certa margem de variação, mas a equação fornece a tendência geral.

Similarmente, o volume pulmonar dos mamíferos varia em proporção simples com o tamanho corpóreo. A reta de regressão tem uma inclinação de 1,02, que significa que, em todos os mamíferos, os pulmões perfazem quase a mesma fração do corpo. Como regra geral, então, todos os pulmões de mamíferos ocupam um volume de 63 ml por quilograma de peso corpóreo (novamente com uma certa margem de variação).

A tabela 5.9 mostra diversas variáveis relacionadas ao tamanho corpóreo por meio de equações similares. Como vimos acima, o volume pulmonar é diretamente proporcional ao tamanho corpóreo. O volume corrente em repouso também é diretamente proporcional ao tamanho corpóreo (Tab. 5.9, linha 5). Se dividirmos a equação para o volume corrente pelo volume pulmonar, obteremos uma pressão para o volume corrente relativa ao volume pulmonar. Os expoentes do tamanho corpóreo são tão próximos que o expoente residual de 0,01 obtido nessa divisão é insignificante comparado com a imprecisão inerente das medidas usadas para estabelecer as equações originais. Assim, obtemos o valor 0,0062:0,063, ou muito próximo de 0,1.

O número adimensional prevê que os mamíferos em geral têm um volume corrente basal que é um décimo do volume pulmonar, independente do tamanho corpóreo. Embora possa haver desvios desse padrão geral, a afirmação tem um valor de predição que é útil. Podemos considerar um rato ou um cão ou qualquer outro mamífero e prever os parâmetros fisiológicos esperados para eles. Podemos então examinar nossas medidas para ver como se ajustam ao padrão geral ou se desviam dele.

Enquanto prosseguimos examinando as equações na tabela 5.9, podemos ver outras relações interessantes com valor de predição. O volume sanguíneo dos mamíferos, por exemplo, é 5,5% da massa corpórea, independente do tamanho (o expoente 0,99 pode ser considerado como insignificamente diferente de 1,0). Como vimos anteriormente, o peso do coração (tamanho da bomba circulatória) também é proporcional à massa corpórea.

Como o sangue leva oxigênio para os tecidos na taxa exigida pelo metabolismo, que está relacionada ao

Tabela 5.9 Relação entre variáveis fisiológicas e massa corpórea M_b em quilogramas) para os mamíferos. (Dados selecionados a partir de Adolph, 1949; Drorbaugh, 1960; Stahl, 1967).

Consumo de O_2 (litro h^{-1})	=	0,676	×	$M_b^{0,75}$
Consumo de O_2 por quilograma (litro $h^{-1} kg^{-1}$)	=	0,676	×	$M_b^{-0,25}$
Taxa de ventilação pulmonar (litro h^{-1})	=	20,0	×	$M_b^{0,75}$
Volume pulmonar (litros)	=	0,063	×	$M_b^{1,02}$
Volume corrente (litros)	=	0,0062	×	$M_b^{1,01}$
Volume sanguíneo (litros)	=	0,055	×	$M_b^{0,99}$
Peso do coração (kg)	=	0,0058	×	$M_b^{0,99}$
Frequência respiratória (min^{-1})	=	53,5	×	$M_b^{-0,26}$
Frequência cardíaca (min^{-1})	=	241	×	$M_b^{-0,25}$

^a Se as equações relacionadas neste texto forem comparadas com equações similares apresentadas em outros textos, será necessário prestar muita atenção às unidades usadas. Neste capítulo, as unidades são consistentemente litros de O_2 , horas e quilogramas. Os novos cálculos entre litros e milímetros e entre horas, minutos e segundos são um problema de simples aritmética. Contudo, se a massa corpórea for expressa em gramas em vez de quilogramas, a conversão será mais complexa. Como exemplo, considere a equação para a taxa metabólica, $\dot{V}O_2 = 3,8 M_b^{0,75}$ com as unidades mililitros, horas e gramas. Se convertermos a equação para massa em quilogramas, como ficará o coeficiente 3,8? Para inserir quilogramas, precisamos dividir a massa em gramas (M_b) por 1.000, mas, como o número 1.000 depois é elevado à potência 0,75, devemos multiplicar o coeficiente 3,8 pelo mesmo número ($1.000^{0,75}$ ou 177,83). Isso resulta na equação $\dot{V}O_2 = 3,8 \times 177,83 \times M_b^{0,75} = 676 M_b^{0,75}$ (ml, h, kg) ou $0,676 M_b^{0,75}$ (litro, h, kg). Estas últimas unidades são as usadas em todas as equações neste capítulo.

tamanho corpóreo elevado à potência 0,75, a velocidade dos batimentos da bomba (frequência cardíaca) deve ser ajustada de acordo e, na verdade, vemos que esse é realmente o caso. A frequência cardíaca do animal pequeno é muito alta e diminui com o tamanho corpóreo, como é indicado pela inclinação negativa de -0,25 da reta de regressão (Tab. 5.9, última linha). Isso mostra que a frequência cardíaca e, portanto, o débito cardíaco estão de fato dimensionados para bombear sangue na taxa necessária para suprir o oxigênio requerido pela taxa metabólica.

As equações listadas na tabela 5.9 relacionam-se ao mesmo tempo a variáveis que são diretamente proporcionais ao tamanho corpóreo (expoente = 1,0) ou que estão relacionadas com a taxa metabólica (expoente = 0,75). Não podemos supor que todas as variáveis anatômicas e fisiológicas estejam relacionadas dessas duas manei-

ras; na verdade, algumas diferem substancialmente. Por exemplo, para os tamanhos do rim e do fígado, as equações são:

$$\text{massa do rim} = 0,021 \times M_b^{0,85}$$

$$\text{massa do fígado} = 0,082 \times M_b^{0,87}$$

Esses dois órgãos são metabolicamente muito importantes, mas não estão relacionados de maneira proporcional com a massa corpórea; eles são relativamente menores no animal maior. Contudo, não estão relacionados com a taxa metabólica também, porque seus tamanhos aumentam com um expoente que excede a potência 0,75 para a taxa metabólica. Portanto, podemos concluir que o problema de escala dos animais, seus órgãos e suas funções fisiológicas, nem sempre é uma função simples do tamanho corpóreo e que considerações mais complexas entram no que é necessário para formar um organismo integrado e que funcione bem.

CUSTO ENERGÉTICO DA LOCOMOÇÃO

Nadar, correr e voar requerem mais energia que ficar sentado quieto, mas como se pode comparar os diferentes tipos de locomoção? Andar e correr são mais familiares para nós que nadar e voar e têm interesse mais imediato e, portanto, sabemos mais sobre esses modos de locomoção. Além disso, o homem é o nosso melhor animal experimental, porque ele é extremamente cooperativo e, às vezes, até altamente motivado. Isso é muito útil nos estudos sobre desempenho máximo, porque quando um animal se recusa a correr mais rápido ou mais longe é porque ele não quer ou não pode? Os cães foram extensivamente estudados, porque geralmente são cooperativos e fáceis de trabalhar – às vezes, eles até parecem estar altamente motivados. Voar é uma questão diferente, já que o homem tem experiência mínima em voar com a sua própria força e é um nadador desajeitado e ineficaz comparado com focas, baleias e peixes.

Quando comparamos os vários tipos de locomoção, temos que compreender que as maiores diferenças entre mover-se na água, na terra e no ar são atribuíveis às diferentes qualidades físicas desses meios. As duas diferenças mais importantes residem (1) no suporte do

corpo do animal, proporcionado pelo ar e pela água, e (2) na resistência diferente à realização de movimentos que os dois meios apresentam.

A maioria dos animais nadadores apresenta flutuabilidade quase neutra; o peso é totalmente suportado pela água circundante e não há esforço para suportar o corpo. Os animais que correm e voam estão em situação muito diferente; eles precisam suportar todo o peso de seus corpos. O animal que corre tem apoio sólido sob os pés, mas o animal que voa deve apoiar seu peso continuamente contra um fluido de baixa densidade e baixa viscosidade.

A resistência do meio é muito importante para o animal que nada, porque a água tem alta viscosidade e densidade. Em contraste, os animais que correm e voam têm a vantagem de mover-se em um meio de baixa viscosidade e baixa densidade. As características físicas do meio têm efeitos profundos sobre as adaptações estruturais que os animais apresentam em seus modos de locomoção. Os animais aquáticos têm corpos hidrodinâmicos e geram autopropulsão com nadadeiras e cauda ou modificações dessas estruturas. Os pássaros têm corpos aerodinâmicos e asas que funcionam basicamente sob os mesmos princípios da dinâmica dos fluidos, como a cauda dos peixes. Quanto menor o animal, contudo, menos efetiva é a hidrodinâmica para reduzir a resistência e os pequenos insetos, obviamente, não são aerodinâmicos.

Os animais que correm usam as extremidades como alavancas para mover-se sobre um substrato sólido. A resistência do ar é de pouca importância e os animais que correm não são particularmente aerodinâmicos. A aerodinâmica é muito mais importante para os pássaros, porque eles se movem muito mais rápido que os mamíferos que correm e a resistência do ar aumenta aproximadamente com o quadrado da velocidade. A maioria dos mamíferos é quadrúpede, mas algumas raridades, como o homem e o canguru, são principalmente bípedes.

Correr

Consideremos, primeiramente, o andar e o correr como os conhecemos, por nossa própria experiência. Sabemos que é mais dispendioso, em termos de energia, andar de modo rápido ou correr, e que correr é mais desgastante que andar.

Os estudos sobre atletas humanos andando e correndo sobre esteiras rolantes forneceram os resultados

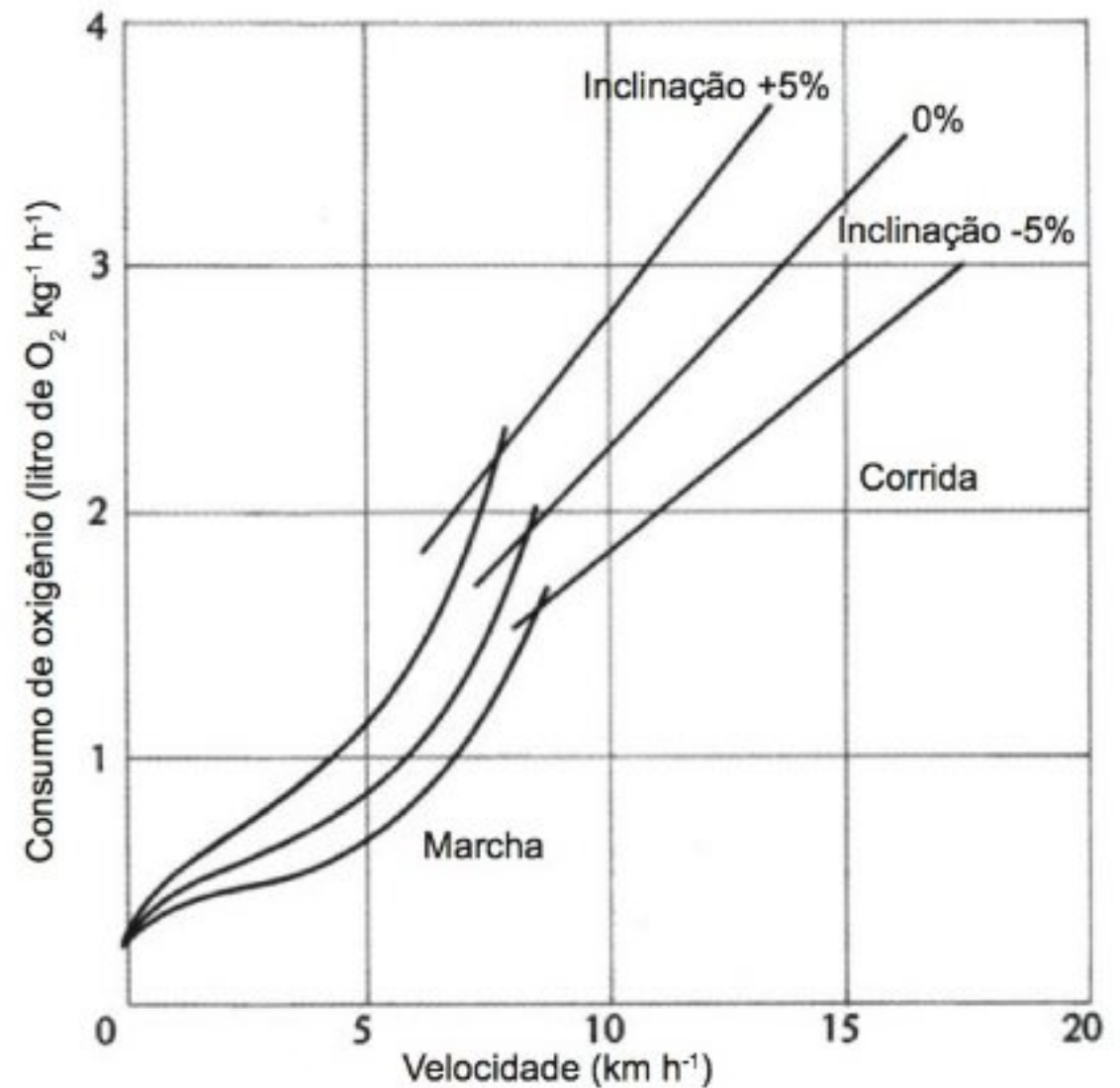


Fig. 5.14 Gasto de energia de uma pessoa durante a marcha e a corrida, em três inclinações diferentes (Margaria e col., 1963).

apresentados na figura 5.14. Como era de se esperar, com o aumento da velocidade, tanto o andar como o correr tornam-se mais dispendiosos. Quando a velocidade da marcha excede mais ou menos 8,5 km h⁻¹, a curva para a marcha cruza e excede a curva da corrida. O ponto de intercessão das duas curvas é onde a maioria dos seres humanos muda naturalmente o passo para a corrida, quando decidem mover-se mais rapidamente. Isso corresponde ao fato de que acima dessa velocidade é mais desgastante andar que correr.

A figura 5.14 também mostra o fato bem conhecido de que é mais desgastante mover-se em aclives que em declives. Dentro da variação das velocidades de corrida registradas aqui, o custo da corrida aumenta linearmente com a velocidade da corrida, mas, em velocidades altas, as curvas tendem a inclinar-se.

Observemos um cavalo, um animal que pode locomover-se de três modos diferentes (Fig. 5.15). Podemos ver que o custo de mover-se aumenta de forma aproximadamente linear à medida que a velocidade aumenta, mas um exame minucioso mostra que dentro de cada velocidade o aumento não é completamente linear; ele é ligeiramente curvilíneo. Para esse cavalo, a mudança natural de um modo de locomoção para outro ocorreu nas velocidades nas quais as curvas se interceptaram.

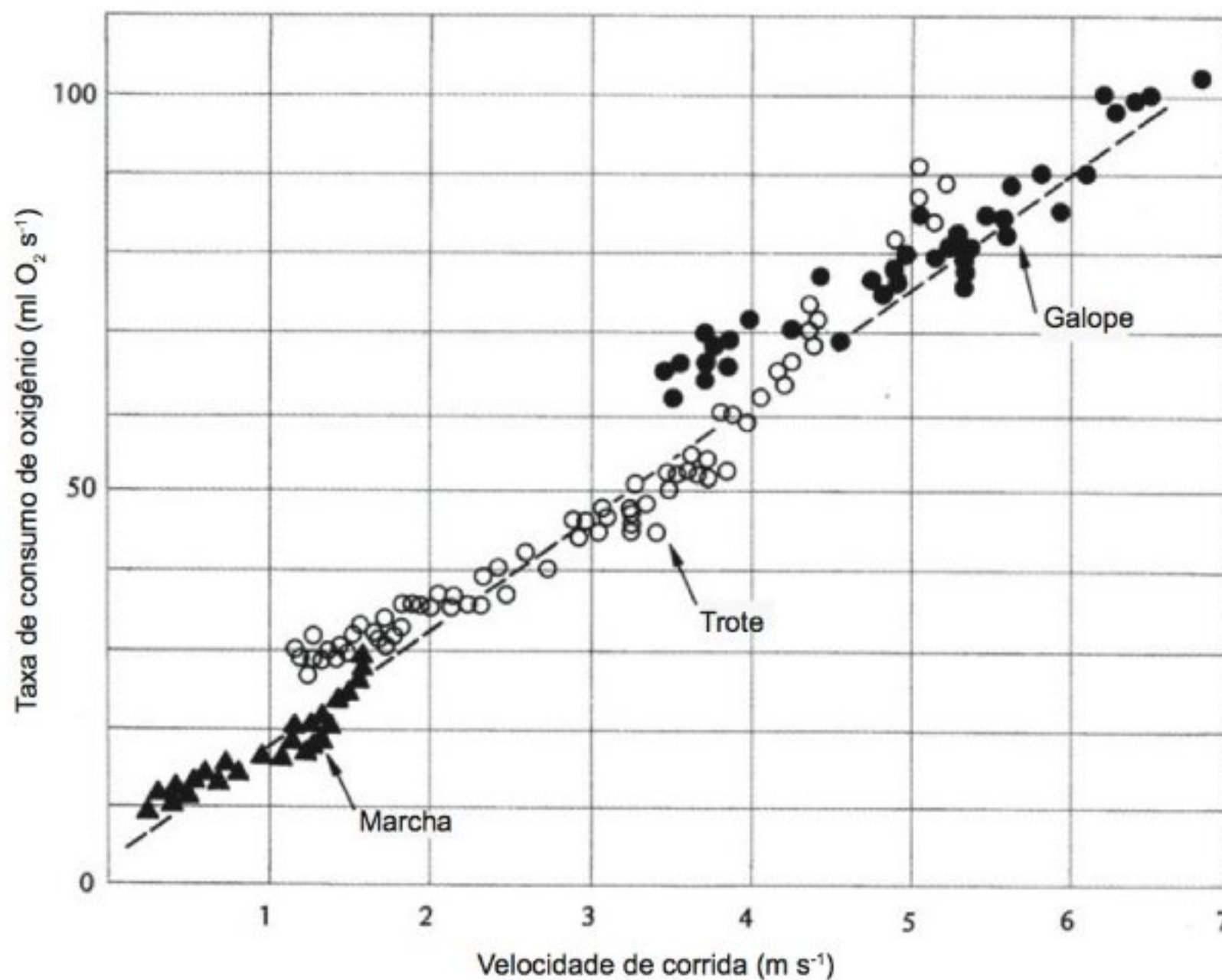


Fig. 5.15 O consumo de oxigênio de um cavalo aumenta linearmente com a velocidade de corrida. Triângulos – marcha. Círculos brancos – trote. Círculos pretos – galope. Esse cavalo foi treinado para estender a velocidade, em cada modo de locomoção, além da variação normal. Por exemplo, poderia trotar em velocidades em que normalmente estaria galopando (Hoyt e Taylor, 1981).

Isso significa que um cavalo a uma dada velocidade qualquer escolhe mover-se com o modo de locomoção mais econômico.

Esse cavalo em particular foi treinado para estender cada modo de locomoção além dos limites naturais. Os modos de locomoção estendidos foram mais desgastantes que o modo que o cavalo naturalmente selecionaria para uma determinada velocidade, exagerando assim a relação curvilínea.

A questão seguinte que esses estudos suscitaram levou a um resultado inesperado. Lembre-se de que, quando um cavalo corre mais rápido, ele usa mais energia, mas também percorre uma distância maior. Portanto, examinemos quão dispendioso é percorrer uma determinada distância nos diferentes modos de locomoção. Os resultados da figura 5.16 mostram a forma em U extremamente exagerada das curvas que foram obtidas quando os modos de locomoção foram estendidos artificialmente. Contudo, o custo mínimo para mover-se ao longo de uma determinada distância foi o mesmo para cada modo de locomoção.

Quando um cavalo corre sobre uma esteira rolante, ele corre na velocidade da esteira. Contudo, quando ele

corre livre e seleciona sua própria velocidade, essas velocidades coincidem com aquelas que são mais econômicas para cada modo de locomoção (Fig. 5.16).

Vimos na figura 5.15 que, quando um cavalo não se locomove nos modos de locomoção estendidos artificialmente, a relação entre as velocidades de corrida e consumo de oxigênio são quase lineares. Essa relação linear mantém-se para uma ampla variedade de animais. Por exemplo, considere um rato correndo. Em uma grande variedade de velocidades, o aumento do consumo de oxigênio é quase linear (Fig. 5.17). Se estendermos a reta para a ordenada, correspondendo à velocidade de corrida zero, a intercessão é mais alta que o consumo de oxigênio no repouso. Portanto, se desenhássemos uma curva completa, que cobrisse todas as velocidades de corrida de zero ao máximo, não obteríamos uma linha reta. Contudo, a velocidades intermediárias, as curvas para uma ampla variedade de mamíferos que correm, inclusive o homem, seguem linhas retas.

Examinemos um rato correndo e a relação retilínea entre custo e velocidade. Para qualquer incremento na velocidade de corrida, há um aumento proporcional no custo. Assim, o incremento no custo metabólico para um

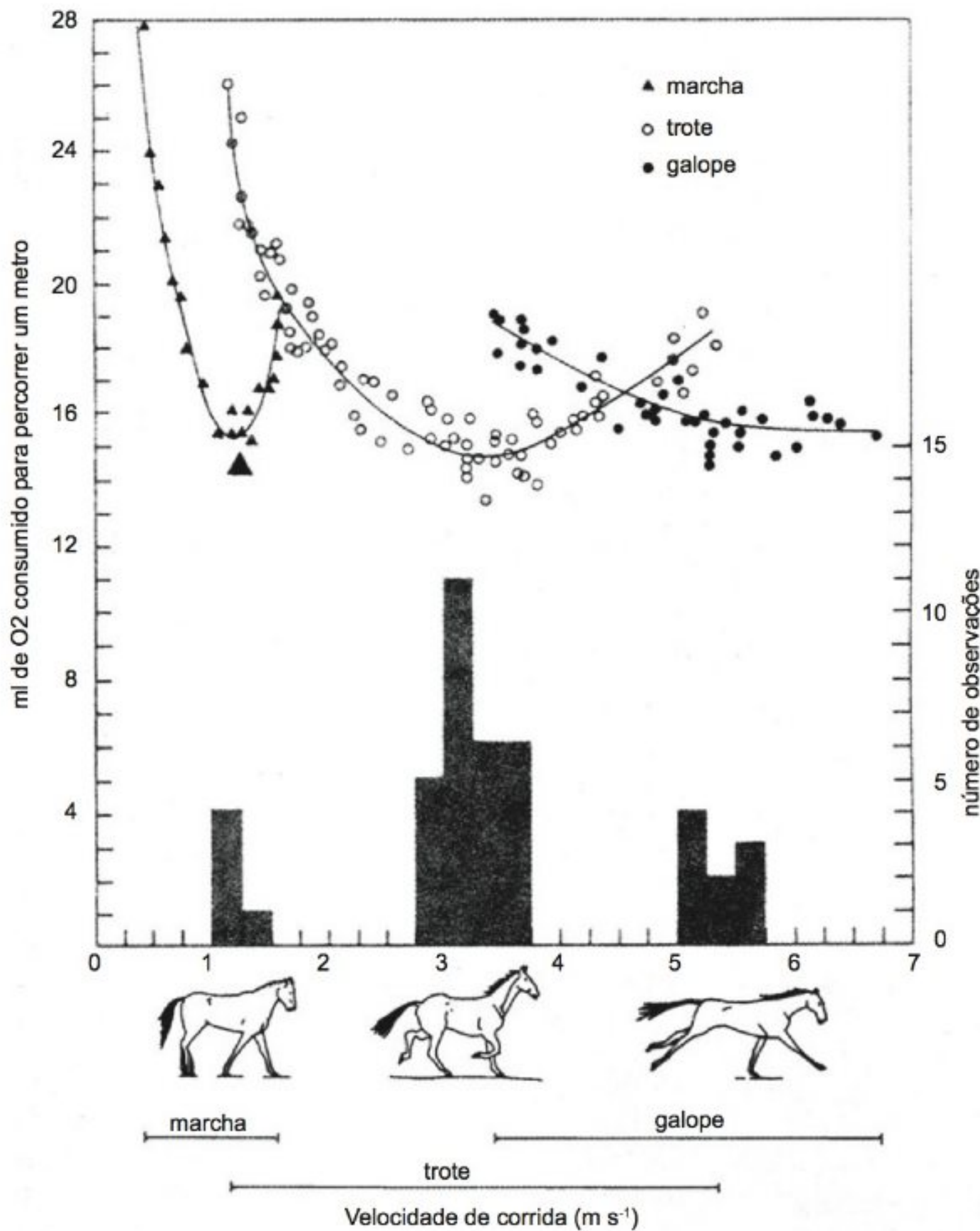


Fig. 5.16 Custo de oxigênio para um cavalo percorrer um metro. Em cada modo de locomoção, o custo mínimo de mover-se ao longo de uma dada distância foi quase o mesmo. As velocidades nas quais o cavalo preferiu movimentar-se, quando livre para escolher sua própria velocidade, estão mostradas nos histogramas na abscissa. Em cada caso, a velocidade preferida coincidiu com a velocidade de custo mínimo. O cavalo foi treinado para aumentar a velocidade, em cada modo de locomoção, além da variação normal e, nessas velocidades artificiais, o custo da locomoção aumentou muito (Hoyt e Taylor, 1981).

incremento na velocidade é dado pela inclinação da reta. Quando a linha é reta, o custo (inclinação) permanece constante e não muda com a velocidade da corrida. Essa é uma observação importante que tem implicações amplas, como podemos verificar quando comparamos animais de diferentes tamanhos corpóreos.

A taxa de consumo de oxigênio em relação à velocidade de corrida para vários animais está apresentada na figura 5.18. Podemos ver imediatamente uma relação com o tamanho corpóreo, sendo que os animais menores têm retas de regressão mais inclinadas que os animais

maiores (isto é, o consumo de oxigênio aumenta mais rapidamente com o aumento da velocidade da corrida).

Um modo simples de comparar o custo da corrida para animais diferentes é calcular quanta energia é gasta para mover uma unidade de massa corpórea ao longo de uma unidade de distância: por exemplo, mover 1 kg de massa corpórea ao longo de 1 km (dado como litros de O₂ kg⁻¹ km⁻¹). Se agora retornarmos às figuras 5.17 e 5.18, veremos que as inclinações das retas de regressão fornecem exatamente essa informação. A inclinação (definida como um incremento no valor da

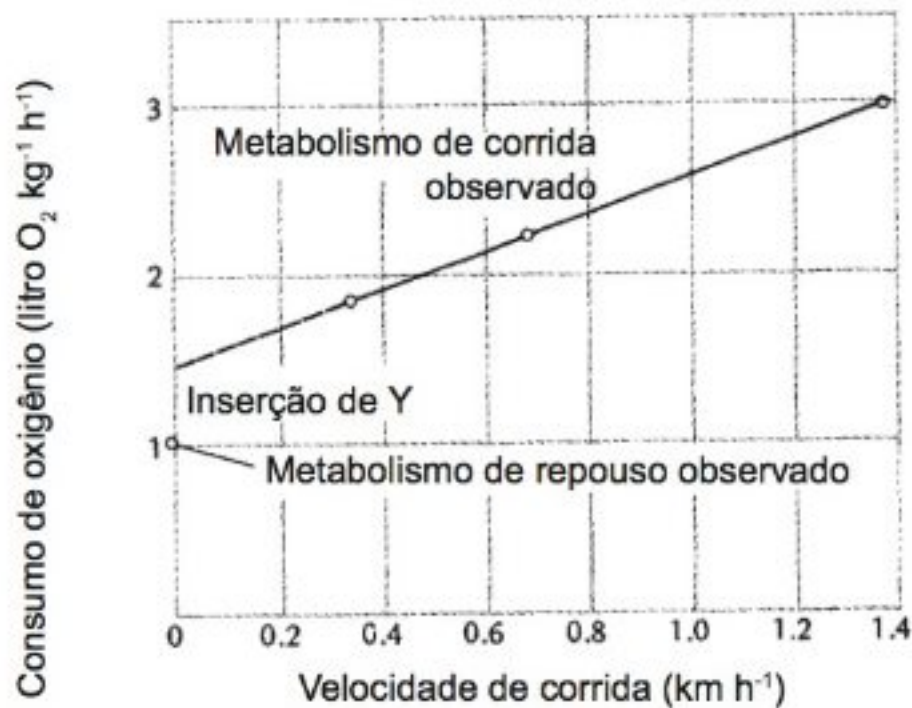


Fig. 5.17 O consumo de oxigênio do rato branco correndo aumenta linearmente com o aumento da velocidade (Taylor e col., 1970).

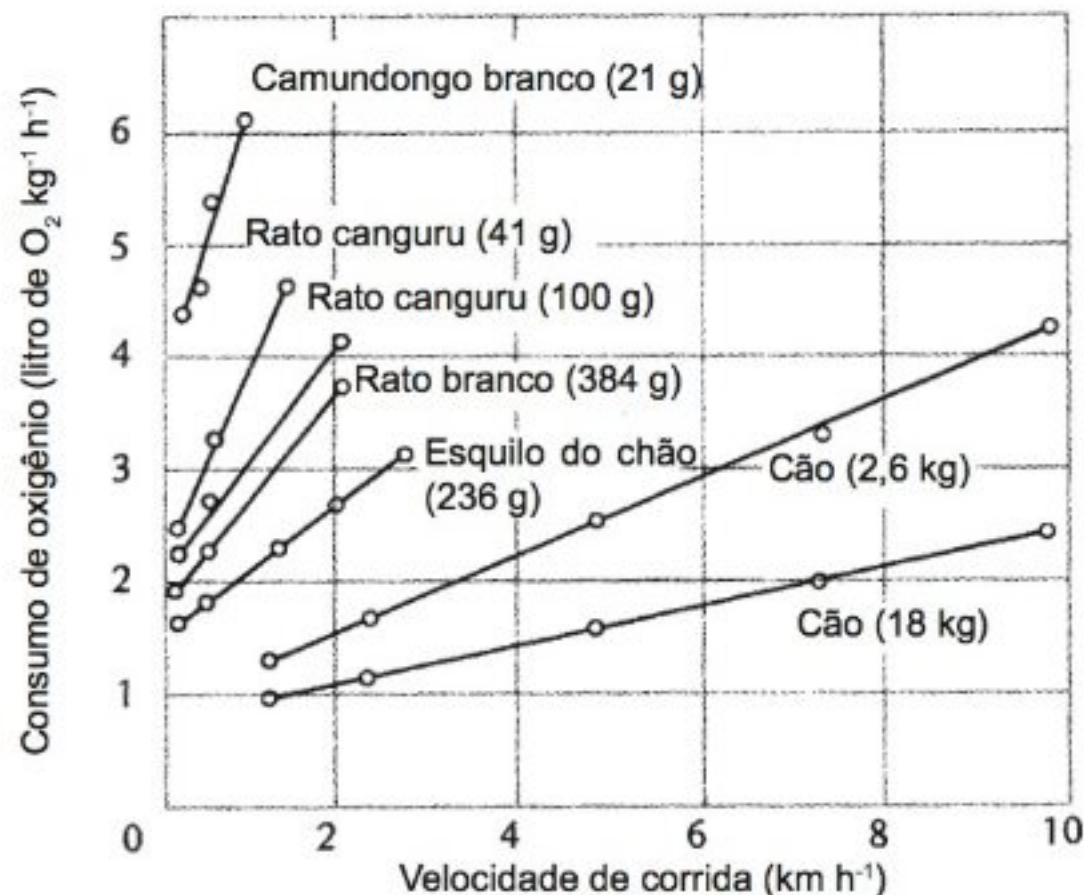


Fig. 5.18 O consumo de oxigênio de uma variedade de mamíferos que corre aumenta linearmente com a velocidade. O aumento por unidade de peso corpóreo é menor quanto maior for o tamanho corpóreo do animal (Taylor e col., 1970).

ordenada sobre um incremento no valor da abscissa correspondente) é o incremento no consumo de oxigênio (litros de O_2 kg^{-1} h^{-1}) sobre o incremento na velocidade ($km\ h^{-1}$). As unidades se cancelam para fornecer a inclinação em litros de O_2 kg^{-1} km^{-1} , precisamente as unidades usadas para definir o custo de correr no início deste parágrafo.

Agora, podemos comparar diretamente o custo de correr 1 km por quilograma de massa corpórea para

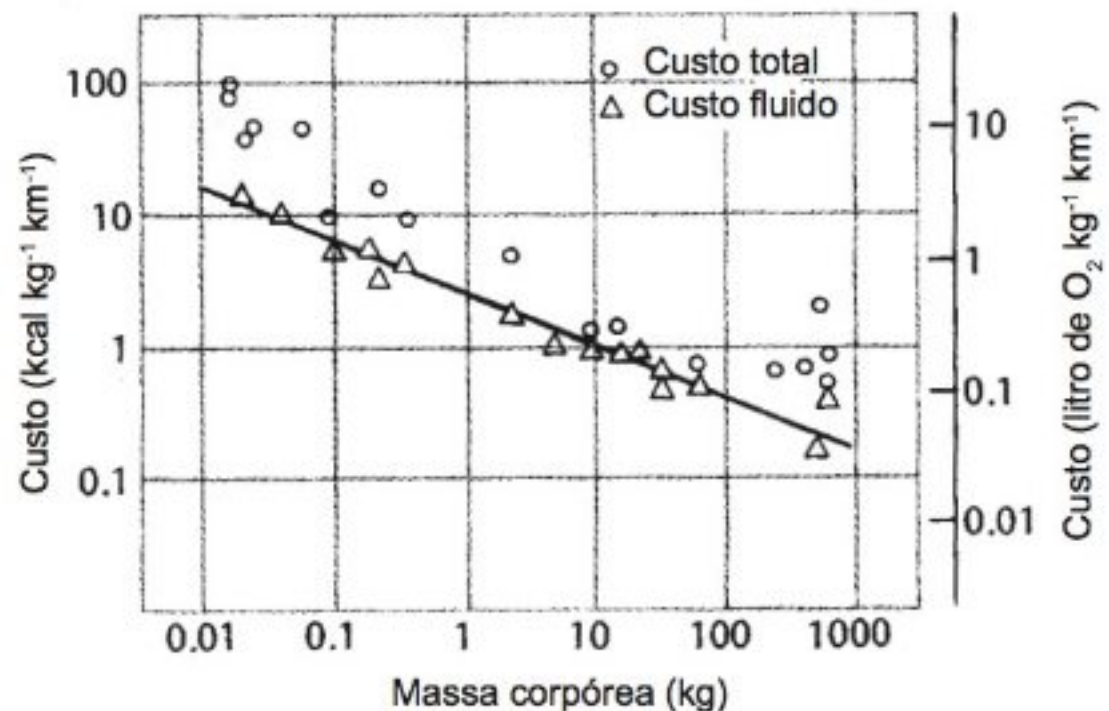


Fig. 5.19 O custo da corrida para mamíferos de vários tamanhos corpóreos. O custo líquido designa o custo de mover 1 g de massa corpórea ao longo da distância de 1 km, calculado a partir do aumento do metabolismo causado pela corrida (e obtido pelas inclinações das retas de regressão). O custo total inclui o metabolismo total durante a corrida e, portanto, é um pouco mais alto (Schmidt-Nielsen, 1972a).

os animais da figura 5.18. O resultado está plotado na figura 5.19.

Fica imediatamente aparente que o custo de correr diminui de forma bastante regular à medida que o tamanho corpóreo aumenta. O significado dessa relação é que, para um mamífero que corre, é relativamente menos dispendioso em termos metabólicos e, portanto, uma vantagem, ser de maior tamanho. É igualmente importante que muitos tipos diferentes de animais, de lagartos a baratas a cavalos, encontram-se dentro da mesma reta de regressão (Fig. 5.20). Poderia-se pensar que animais ectotérmicos, ou aqueles que possuem diferentes quantidades de pernas ou então as movimentam de maneiras singulares poderiam ter custos diferentes de locomoção, comparados com os mamíferos. Mas este não é o caso. Por exemplo, um caranguejo de oito patas que corre de lado tem aproximadamente o mesmo custo de locomoção que um rato de quatro patas de tamanho

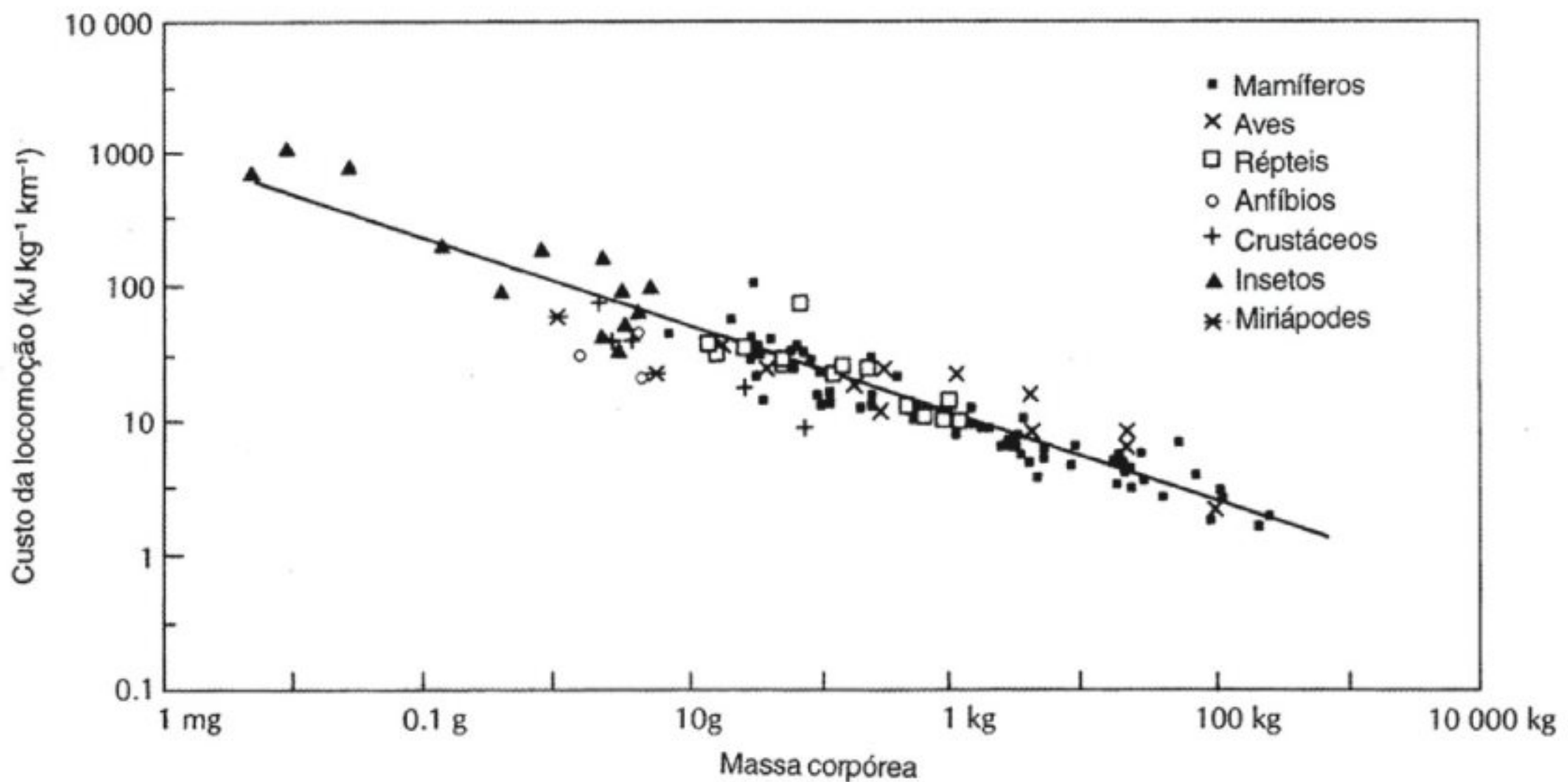


Fig. 5.20 Custo do transporte para animais de vários tipos. Para percorrer uma certa distância, animais pequenos, independente do tipo, consomem mais oxigênio por unidade de massa do que animais maiores. Esta relação vale para uma ampla variedade de tamanhos e número de pernas, dos elefantes aos centípedes. (Full e Tu, 1991).

corpóreo similar. Portanto, parece que os princípios mecânicos que regem a locomoção terrestre são os mesmos, independentemente do número de pernas do animal ou do seu modo de locomoção.

O custo metabólico da locomoção pode ser visto sob uma óptica diferente. A discussão precedente considerou o que custa correr, acima do custo de não correr. Contudo, um animal enquanto se move tem na realidade que suprir energia para seu metabolismo total. Assim, uma ovelha pastando deve comer o suficiente para cobrir sua taxa metabólica total, e não simplesmente o excesso atribuível ao ato da locomoção *per se*. Se considerarmos o custo metabólico total ao se mover, obteremos números mais altos porque a taxa metabólica não associada à locomoção deve ser acrescentada.

Natação e vôo

Podemos examinar o custo de nadar ou voar em termos similares aos que usamos para a corrida e, novamente, encontramos que o custo de movimentar-se está relacionado com o tamanho corpóreo.

Embora o consumo de oxigênio durante a corrida aumente regular e linearmente com o aumento da velocidade (Fig. 5.17), a situação é diferente para as aves que voam. As determinações feitas em papagaios demonstraram que há uma velocidade ideal de vôo na qual o consumo de oxigênio das aves é mínimo (Fig. 5.21). Voar mais rápido ou mais lentamente aumenta o consumo de oxigênio, de modo que o custo metabólico do vôo em relação à velocidade gera uma curva em U.

Embora o vôo horizontal a 35 km h^{-1} corresponda à taxa metabólica mais baixa para o papagaio durante o vôo, a velocidade que possibilita que a ave voe uma certa distância com maior economia é mais alta; no caso do papagaio, cerca de 40 km h^{-1} . Isso ocorre porque a ave que voa mais rápido percorre a mesma distância em menos tempo.

A velocidade de vôo mais econômica pode ser calculada, mas também pode ser encontrada diretamente a partir do gráfico, traçando-se a tangente da curva a partir da origem. O ponto de contato fornece a menor inclinação possível para o consumo de oxigênio em relação à velo-

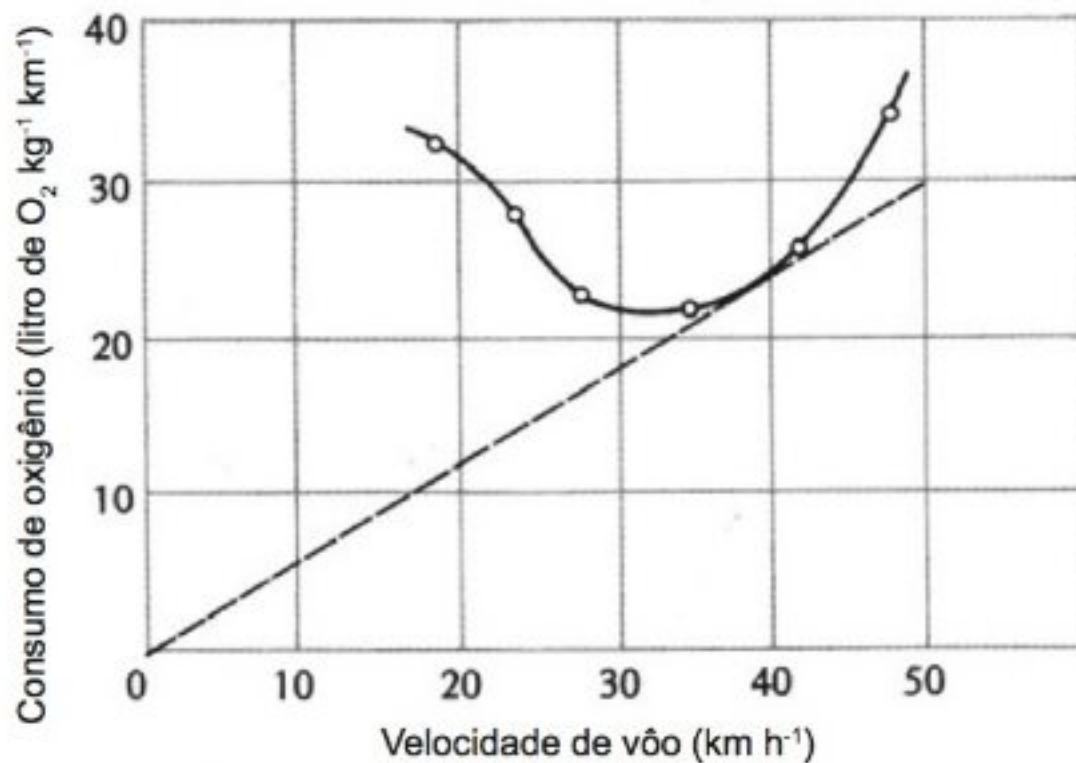


Fig. 5.21 Consumo de oxigênio de um papagaio em função da velocidade de voo. O menor consumo de oxigênio ocorre em cerca de 35 km por hora, mas o menor custo de transporte ocorre em cerca de 40 km por hora (ver texto) (Schmidt-Nielsen, 1972b; dados de Tucker, 1968).

cidade de voo e esse é o custo de transporte, conforme definição anterior, expresso em litros de O₂ por kg⁻¹ km⁻¹. (O custo de transporte derivado usando-se a tangente da curva na Fig. 5.21 fornece o custo total de transporte e não o transporte líquido como calculamos para os mamíferos. Para as aves isso é relativamente sem importância, porque a taxa metabólica durante o voo é cerca de 10 vezes mais alta que a taxa metabólica no repouso e, subtraindo-se esta última, há apenas uma pequena diferença no resultado. Para os mamíferos, a diferença entre custo líquido e total da locomoção é maior).

As informações sobre o custo da locomoção para nadar, voar e correr foram agrupadas na figura 5.22. É interessante que, para um dado tamanho corpóreo, voar é um modo muito menos dispendioso de locomover-se até um ponto distante do que correr. À primeira vista, isso é surpreendente, porque temos a sensação intuitiva de que voar requer um esforço muito maior, apenas para permanecer no ar. Sabemos, contudo, que os pássaros migradores voam sem parar por mais de 1.000 km e seria difícil imaginar um pequeno mamífero como um camundongo que pudesse correr essa distância sem parar para comer e beber.

Os peixes, ao nadar, usam ainda menos energia que os pássaros quando voam. Isso pode parecer surpre-

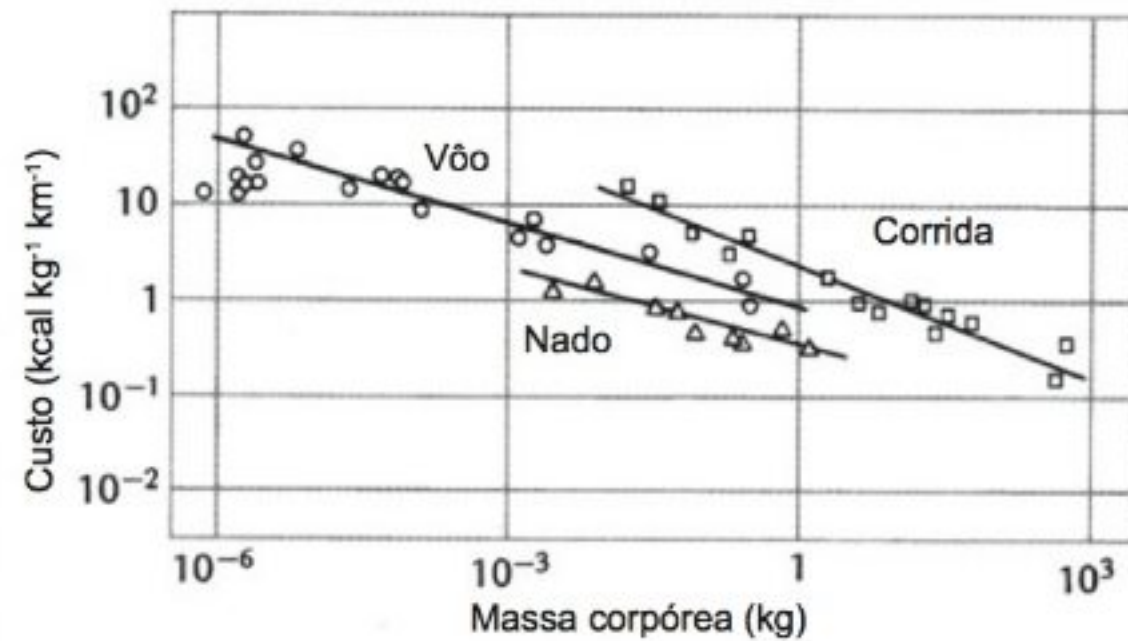
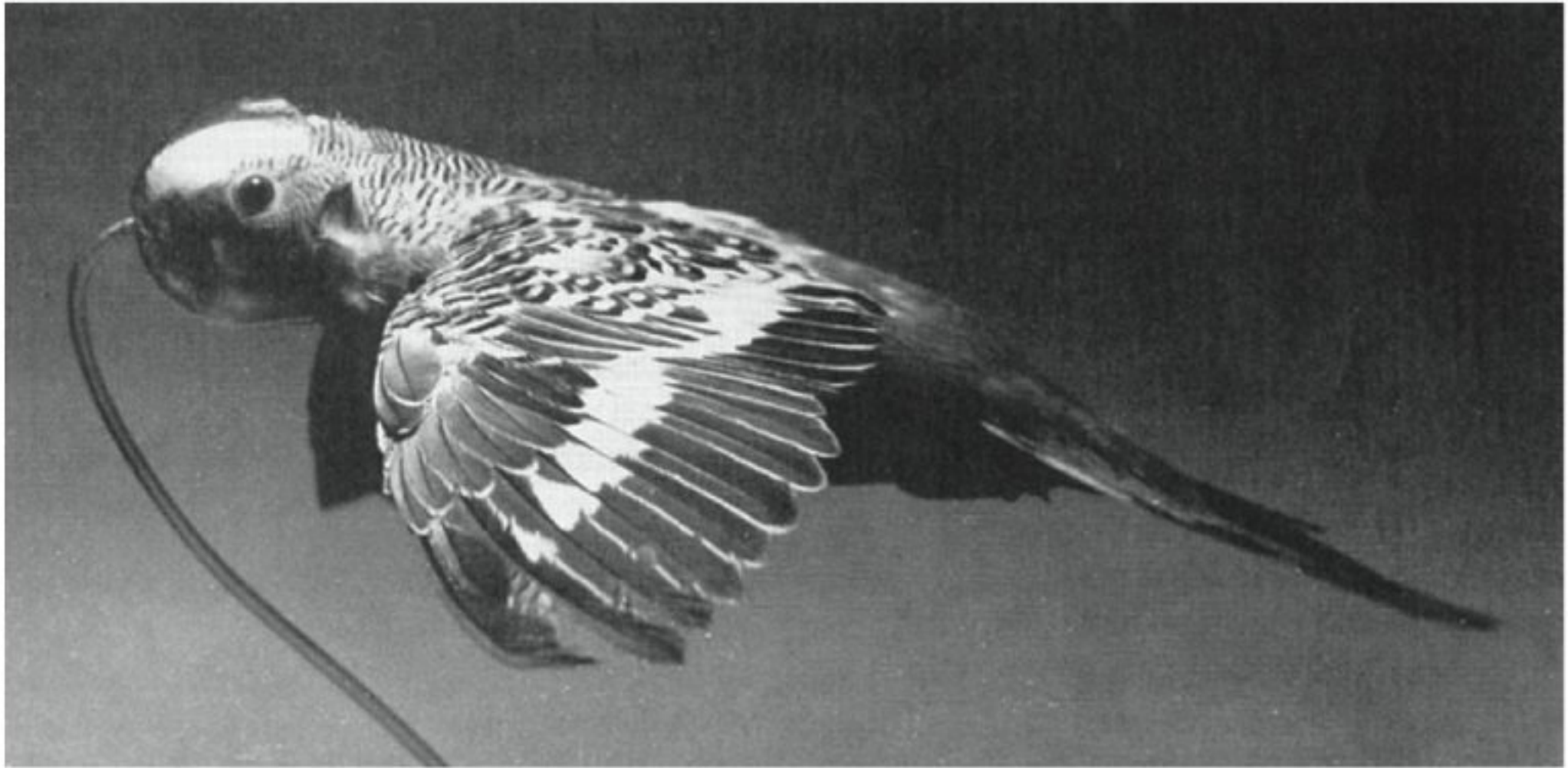


Fig. 5.22 Comparação do custo energético para mover uma unidade de peso corpóreo ao longo de 1 km na corrida, voo ou nado (Schmidt-Nielsen, 1972a).

endente, pois, se considerarmos a alta viscosidade da água, poderíamos esperar uma resistência considerável para mover o corpo através desta. Existem, contudo, dois fatores a serem considerados. Um deles é que os peixes de modo geral não se movem muito rapidamente e seus corpos hidrodinâmicos são altamente adaptados para a locomoção em um meio com densidade e viscosidade relativamente altas. O outro fator é que os peixes apresentam uma flutuabilidade quase neutra; o corpo é totalmente amparado pelo meio e não há esforço para impedir o afundamento.

Para os animais menos bem-adaptados ao nado, a situação é diferente. Se calcularmos o custo de transporte para um pato nadando, o resultado é similar ao custo de correr na terra para um mamífero do mesmo tamanho. Para uma pessoa, a natação é ainda mais dispendiosa. Comparada com um peixe, uma pessoa se move pela água com dificuldade; a forma do corpo e seus apêndices fazem do homem um nadador ineficaz e o custo da locomoção na água é 5 ou 10 vezes mais alto que o de percorrer a mesma distância na terra. Ele, de fato, é tão inadequado para a natação que o custo de transporte coloca uma pessoa nadando bem acima do intervalo representado pela reta de regressão para a corrida na figura 5.22.



CONSUMO DE OXIGÊNIO DURANTE O VÔO O papagaio (*Melopsittacus undulatus*) fotografado durante um vôo em um túnel de vento. Para determinar a taxa de consumo de oxigênio durante o vôo, esse pássaro treinado foi equipado com uma máscara plástica que, por meio de um tubo, permitiu a coleta de todo o ar exalado (Cortesia de V. A. Tucker, Duke University).

TEMPO FISIOLÓGICO

Os animais pequenos vivem em um ritmo muito mais acelerado que os animais grandes. Eles movem as pernas mais rapidamente e o coração bate mais depressa. Tudo é acelerado e parece que o tempo no relógio não pode ter o mesmo significado para animais pequenos e grandes.

O coração de um musaranho bate 1.000 vezes por minuto e o do elefante talvez 30 vezes. É necessário 0,5 hora para que o coração do elefante bata 1.000 vezes, um número que o coração do musaranho atinge em apenas 1 minuto. Obviamente, a unidade de tempo no relógio deve ter um significado diferente para os dois animais.

Tempo e frequência

A alta frequência do coração pequeno significa que a duração de cada batimento cardíaco é menor. A frequência e o tempo são inversamente proporcionais; isto é, a frequência e o tempo são recíprocos:

$$\text{frequência} = \frac{1}{\text{tempo}}$$

A equação empírica para a frequência cardíaca dos mamíferos na tabela 5.9 era:

$$\text{frequência cardíaca (min}^{-1}\text{)} = 241 M_b^{-0,25}$$

A duração de cada batimento cardíaco é o valor recíproco dessa equação:

$$\text{duração (min)} = \frac{1}{241} M_b^{0,25}$$

A equação expressa meramente que a duração do batimento cardíaco dos mamíferos aumenta com a massa corpórea elevada à potência 0,25. Retornaremos adiante para a relação inversa entre tempo e frequência.

Tempo metabólico

A medida mais importante de quão rápido um animal vive é sua taxa metabólica. Considere a taxa metabólica específica, ou a taxa metabólica por unidade de massa corpórea, que diminui com o aumento do tamanho corpóreo de acordo com a equação:

$$\text{taxa metabólica} \propto M_b^{-0,25}$$

O tempo metabólico é o recíproco da taxa metabólica e o tempo fisiológico varia, portanto, com a massa corpórea de acordo com:

$$\text{tempo metabólico} \propto M_b^{0,25}$$

O expoente nessa expressão é o mesmo da duração do batimento cardíaco e a relação se mantém para muitos outros processos metabólicos. O princípio de que o tempo fisiológico, em relação ao tempo do relógio, eleva-se com o aumento do tamanho corpóreo aplica-se a todos os tipos de processo que envolvam taxas.

O tempo de vida dos animais pequenos está dimensionado ao ritmo rápido destes. Eles não vivem o mesmo tempo que os animais grandes. O tempo de vida dos mamíferos aumenta com o tamanho corpóreo quase na mesma proporção que a duração do batimento cardíaco. O resultado surpreendente é que o animal pequeno e o grande têm quase o mesmo número de batimentos cardíacos durante seus tempos de vida normal. Um camundongo, cujo coração bate 600 vezes por minuto, chega a bater 800 milhões de vezes durante seus 2 a 3 anos de vida. O elefante, com 30 batimentos cardíacos por minuto, gera um número similar de batimentos durante seus 50 a 60 anos de vida, 20 vezes maior que o tempo de vida do camundongo.

Se isso levá-lo a usar a sua própria frequência cardíaca, de mais ou menos 70 batimentos, para calcular a sua expectativa de vida, você chegará a desapontadores 20 a 25 anos. Felizmente, a regra nem sempre é precisa; o homem vive muitas vezes mais que seu tamanho corpóreo poderia sugerir.

Tempo real

Os animais vivem no mundo real e não podem fugir do tempo real, como os ciclos diurnos/noturnos e as estações do ano. Esses ciclos devem ter um significado

fisiológico muito diferente para os animais grandes e pequenos.

Considere a alta taxa metabólica específica do animal pequeno, as demandas correspondentemente altas por alimentos e a quantidade de energia disponível para um animal que é privado de alimentar-se. Pode haver algum alimento no trato digestivo e, além disso, há energia armazenada no corpo, principalmente na forma de gordura. A energia total disponível e a taxa na qual ela é usada determinam quanto tempo as reservas vão durar; isso pode ser chamado de *tempo de resistência*. O tempo de resistência está diretamente relacionado com as reservas de energia disponíveis e inversamente relacionado com a taxa de utilização:

$$\text{tempo de resistência} = \frac{\text{energia disponível}}{\text{taxa de utilização}}$$

Se as quantidades relativas de gordura armazenada forem similares nos animais grandes e pequenos, e as evidências disponíveis indicam que isso de fato ocorre, o tempo de resistência deveria aumentar, portanto, à medida que a taxa de utilização (a taxa metabólica) diminuísse no animal maior. O tempo de resistência deve, portanto, aumentar na razão inversa da taxa metabólica:

$$\text{tempo de resistência} \propto M_b^{0,25}$$

Essa relação estabelece que o tempo de resistência aumenta com o tamanho do animal. Para um animal pequeno, o tempo de resistência é curto e para o animal grande ele é longo. Os mamíferos e aves menores precisam comer quase que continuamente e mais tarde veremos que o beija-flor resolve o dilema de passar a noite sem se alimentar, reduzindo sua taxa metabólica. Muitos dos pequenos vertebrados de sangue quente fazem o mesmo; quando eles não podem se alimentar entram em torpor, a temperatura corpórea cai, a taxa metabólica diminui e o tempo de resistência aumenta.

Considere agora uma estação inteira desfavorável, como o inverno, que torna a situação muito mais difícil. As opções são poucas, mas muito bem conhecidas. O animal pode migrar para um clima melhor, como fazem muitas aves. Os pequenos mamíferos não podem migrar para locais muito distantes, mas podem armazenar alimentos. No entanto, uma solução melhor é armazenar

gordura no corpo e combiná-la com taxa metabólica diminuída: isto é, entrar em torpor e hibernar. A hibernação torna possível que o animal pequeno resista à longa estação desfavorável e sobreviva ao inverno.

Os animais grandes podem enfrentar mais facilmente as barreiras sazonais porque seu tempo de resistência é muito maior. Os ursos dormem durante todo o inverno, sem uma grande diminuição na temperatura corpórea e na taxa metabólica, e suas reservas de gordura ainda são suficientes para que eles permaneçam meses sem alimento.

Agora vimos que o tempo real, seja em termos do ciclo diurno/noturno ou de alterações das estações, deve ter um significado fisiológico muito diferente para animais pequenos e grandes.

EFEITO DA ALTITUDE

A maior parte do que se sabe sobre as respostas à altitude e à baixa pressão advém de estudos com seres humanos. Como descrito no capítulo 1, a composição dos gases, em termos percentuais, presentes na atmosfera é inalterada nas grandes altitudes, mas a diminuição na pressão barométrica tem fortes efeitos fisiológicos.

Pessoas não acostumadas às grandes altitudes começam a sentir diminuição do desempenho físico a 3.000 a 4.000 metros de altitude, mas após alguns dias ficam aclimatadas* e têm desempenho melhor. A habitação humana permanente mais alta conhecida é um campo de minérios nos Andes centrais, na América do Sul, a uma altitude de quase 5.000 metros.

Pouquíssimos montanhistas, altamente treinados e selecionados, conseguiram atingir o cume do Everest, a 8.848 metros, sem suplementação de oxigênio, mas

esse desempenho recorde é excepcional. Em geral, desenvolve-se a doença das altitudes grave ou letal, em altitudes muito menores que as recorde.

Tem sido estabelecido em muitas expedições de montanhismo que a aclimação é progressiva e aumenta com a altitude, mas, em alturas acima dos 6.000 m, também ocorre um processo subjacente de deterioração que é mais rápido e mais grave quanto maior for a altitude. Isso, eventualmente, força o montanhista a descer.

Os sintomas decorrentes dos baixos níveis de oxigênio no homem são conhecidos como *doença das montanhas*. A gravidade varia de pessoa para pessoa, mas mesmo em altitude moderada há uma sensação de fraqueza e falta de vontade para mover-se e realizar tarefas. Isso é seguido por cefaléia, náusea, às vezes, vômitos, assim como deterioração das funções mentais, julgamento, capacidade de realizar cálculos aritméticos simples e assim por diante. O sono e o repouso tornam-se difíceis, o que contribui para agravar os problemas.

Exceto pelo perigo de desenvolver aeroembolia durante a rápida ascensão em um aeroplano despressurizado ou em um balão, todos os sintomas conhecidos das grandes altitudes estão relacionados com a pressão parcial baixa de oxigênio e com a incapacidade de suprir oxigênio suficiente no nível tecidual. Assim, respirar oxigênio puro a uma altitude de cerca de 12.000 m, onde a pressão barométrica é mais ou menos 150 mm, remove todos os sintomas da doença das montanhas. Nessa altitude, o homem não pode sobreviver por mais de alguns minutos se respirar o ar atmosférico.

O suprimento adequado de oxigênio para os tecidos depende de uma seqüência das seguintes cinco etapas:

1. Ventilação dos pulmões
2. Difusão do ar pulmonar para o sangue
3. Transporte de oxigênio no sangue
4. Difusão de oxigênio do sangue para os tecidos
5. Utilização do oxigênio pelos tecidos

Cada uma dessas etapas é afetada durante a aclimação a uma altitude elevada.

A resposta imediata a um suprimento inadequado de oxigênio é uma ventilação maior dos pulmões, devido ao maior volume corrente, assim como à maior frequência. Essa maior ventilação leva a uma perda excessiva de

*Agora há concordância que a palavra *aclimatizar* é usada quando um organismo se ajusta a certo clima, digamos a alterações sazonais entre verão e inverno. Por exemplo, um peixe apanhado no inverno em água fria está aclimatizado à água fria. A palavra *aclimatar* é usada quando o organismo se ajusta a uma condição imposta artificialmente. Por exemplo, um peixe dourado mantido em laboratório por 2 meses em água a 10°C é dito estar aclimatizado a 10°C.

dióxido de carbono do sangue e, portanto, causa uma mudança no pH do sangue na direção alcalina, reduzindo a estimulação normal do centro respiratório. O resultado é uma diminuição na ventilação e no suprimento de oxigênio. Essa diminuição no suprimento de oxigênio, por sua vez, causa maior ventilação e mais perda de dióxido de carbono. Isso continua, levando a um ciclo entre a respiração aumentada e diminuída.

Durante a aclimatação à altitude, há uma mudança na resposta do centro respiratório e um ajuste da concentração de bicarbonato no sangue, que permite a manutenção do equilíbrio ácido-base e um pH sangüíneo normal a uma PCO_2 inferior. Conforme essas alterações progridem, a maior ventilação pulmonar pode ser mantida com menos dificuldade.

A capacidade de difusão dos pulmões dos nativos de regiões baixas continua inalterada em altitudes elevadas. Os nativos de regiões altas, contudo, têm maior volume pulmonar que os nativos de regiões baixas e, como a capacidade de difusão pulmonar está relacionada com a área superficial pulmonar, os nativos de regiões altas têm maior capacidade de difusão pulmonar. A diferença resulta de um crescimento maior dos pulmões durante a infância. Ocorrem alterações similares nos ratos jovens que foram expostos à pressão baixa durante o crescimento. Assim, a diferença na capacidade de difusão parece estar relacionada com uma aclimatação que dura a vida inteira.

O transporte de oxigênio no sangue também é afetado pela aclimatização à altitude, tanto em relação à capacidade de oxigênio como à afinidade de oxigênio do sangue. No homem, o número de eritrócitos aumenta em relação ao valor normal de cerca de 5 milhões por milímetro cúbico para 8 milhões por milímetro cúbico em altitudes de mais ou menos 4.000 m. Essa mudança é encontrada tanto nos nativos com residência permanente em regiões baixas, como nos nativos aclimatizados quando residem em altitudes elevadas.

A afinidade ao oxigênio do sangue foi discutida no capítulo 2. As lhamas e as vicunhas, animais nativos de altitudes elevadas, têm sangue com maior afinidade ao oxigênio que outros mamíferos e isso facilita a tomada de oxigênio no pulmão. Por outro lado, quando o homem está em uma altitude elevada, apresenta um ligeiro desvio na direção oposta, com uma diminuição da afinidade pelo oxigênio no sangue. Isso não ajuda a tomada de

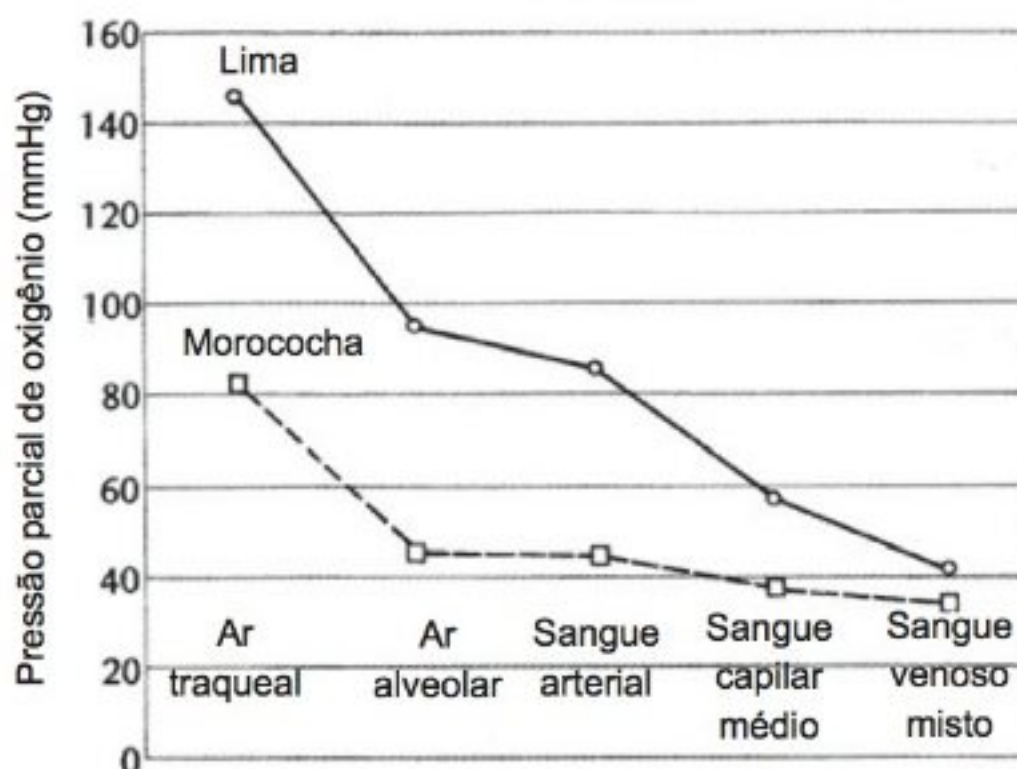


Fig. 5.23 Pressões parciais médias de oxigênio observadas em nativos residentes em Lima (nível do mar) e Morococha, Peru (4.540 m de altitude) (Hurtado, 1964).

oxigênio no pulmão, mas facilita ligeiramente a liberação de oxigênio para os tecidos.

A difusão do oxigênio do sangue para os tecidos pode ser melhorada diminuindo-se o percurso de difusão e aumentando-se a concentração de mioglobina nos tecidos (difusão facilitada). Ambas as respostas foram observadas, com um número maior de capilares por unidade de volume de tecidos (reduzindo as distâncias de difusão) e com uma concentração maior de mioglobina muscular (aumentando a taxa de difusão).

A utilização de oxigênio no nível tecidual é a última etapa. As adaptações nas vias enzimáticas e a importância disso na aclimatização à altitude elevada é um assunto mal compreendido.

A importância dessas etapas no suprimento de oxigênio do ar para os tecidos no homem está resumida na figura 5.23. Esse gráfico compara os residentes nativos de Lima, que está no nível do mar, com os residentes nativos de Morococha, uma cidade mineira localizada a 4.540 m de altitude. A pressão batométrica média em Morococha é de 446 mmHg, comparada com a normal de 760 mmHg no nível do mar.

As observações acerca da pressão parcial de oxigênio (PO_2) nos dois grupos de residentes permanentes estão resumidas na tabela 5.10.

A queda na PO_2 a partir do ar traqueal (ar externo essencialmente umidificado) para sangue venoso foi mais que duas vezes maior no nível do mar que na altitude

Tabela 5.10 Pressões parciais de oxigênio (mmHg) observadas nos residentes nativos de Lima (nível do mar) e Morococha, Peru (4.540 m). Média das observações em oito indivíduos saudáveis em cada grupo. Os dados são os mesmos da figura 5.23 (Hurtado, 1964).

	Ar traqueal	Sangue venoso misto	Queda
Lima	147,2	42,1	105,1
Morococha	83,4	34,8	48,6
Diferença	63,8	7,3	56,5

elevada. No entanto, a PO_2 do sangue venoso misto foi apenas 7,3 mmHg mais baixa na altitude elevada; isso indica que o suprimento de oxigênio para os tecidos nos nativos aclimatados era quase tão adequada quanto no nível do mar (Hurtado, 1964).

As aves são notoriamente muito mais tolerantes às altitudes elevadas que os mamíferos, e os montanhistas têm relatado com frequência a presença de pássaros sobrevoando em altitudes onde eles próprios sofrem de deficiência de oxigênio.

Existem várias razões para essa diferença. Uma é a maior eficácia do sistema respiratório das aves, quando comparada com a do sistema de mamíferos. Nas aves, o ar se move através dos pulmões durante a inspiração e a expiração. Por causa do fluxo em corrente cruzada entre o ar e o sangue, o sangue oxigenado atinge uma pressão parcial de oxigênio mais alta que a do ar exalado. Isso é impossível no pulmão dos mamíferos, onde a pressão parcial de oxigênio do sangue pode aproximar-se, porém sem nunca exceder a do ar exalado.

Uma segunda razão é a tolerância excepcional das aves à alcalose. Quando a ventilação aumentada causa perda de dióxido de carbono do sangue, as aves não sofrem indevidamente. A mudança resultante no pH sangüíneo na direção alcalina causa um desvio da curva de dissociação do oxigênio do sangue para a esquerda (efeito Bohr). Isso significa um aumento na afinidade do oxigênio, aumentando a quantidade de oxigênio captado pelo sangue em baixas pressões parciais de oxigênio.

Um terceiro fator é que as aves, em contraste com os mamíferos, mantêm um fluxo sangüíneo normal para o cérebro quando a PCO_2 sangüínea é baixa. Nos

mamíferos, ao contrário, uma PCO_2 sangüínea baixa causa redução do fluxo de sangue para o cérebro e, portanto, piora o suprimento de oxigênio já prejudicado. A manutenção do suprimento de sangue para o cérebro das aves as liberta dos efeitos graves da anoxia cerebral observados nos mamíferos em altitudes elevadas (Grubb e col., 1977).

Os três fatores aqui relacionados são as principais diferenças que distinguem as aves dos mamíferos no que diz respeito à tolerância excepcional dos primeiros às altitudes elevadas e ao baixo oxigênio.

Para resumir as discussões anteriores, podemos ver a estreita conexão entre o metabolismo energético dos animais e não apenas o suprimento alimentar destes, mas também os papéis essenciais do oxigênio e da respiração. Quando consideramos a temperatura como uma outra variável ambiental, novamente verificamos que devemos considerar muitos dos princípios discutidos nos capítulos precedentes e que há conexões estreitas entre as funções de todos os sistemas fisiológicos.

REFERÊNCIAS

- Adolph, E. F. (1949) Quantitative relations in the physiological constitutions of mammals. *Science* 109:579–585.
- Black, E. C., Manning, G. T., and Hayashi, L. (1966) Changes in levels of hemoglobin, oxygen, carbon dioxide, pyruvate, and lactate in venous blood of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and following severe muscular activity. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 23:783–795.
- Blazka, P. (1958) The anaerobic metabolism of fish. *Physiol. Zool.* 21:117–128.
- Castellini, M. A., and Somero, G. N. (1981) Buffering capacity of vertebrate muscle: Correlations with potentials for anaerobic function. *J. Comp. Physiol.* 143:191–198.
- Childress, J. J. (1975) The respiratory rates of mid-water crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. *Comp. Biochem. Physiol.* 50A:787–799.
- Dawson, T. J., and Hulbert, A. J. (1970) Standard metabolism, body temperature, and surface areas of Australian marsupials. *Am. J. Physiol.* 218:1233–1238.
- DeLong, R. L., and Stewart, B. S. (1991) Diving patterns of northern elephant seals. *Mar. Mamm. Sci.* 7(4):369–384.

- Douglas, E. L., Friedl, W. A., and Pickwell, G. V. (1976) Fishes in oxygen-minimum zones: Blood oxygenation characteristics. *Science* 191:957–959.
- Drorbaugh, J. E. (1960) Pulmonary function in different animals. *J. Appl. Physiol.* 15:1069–1072.
- Elsner, R. (1965) Heart rate response in forced versus trained experimental dives in pinnipeds. *Hvalrådets Skrifter*, no. 48, pp. 24–29.
- Falke, K. J., Hill, R. D., Qvist, J., Schneider, R. C., Guppy, M., Liggins, G. C., Hochachka, P. W., Elliott, R. E., and Zapol, W. M. (1985) Seal lungs collapse during free diving: evidence from arterial nitrogen tensions. *Science* 229:556–558.
- Fedak, M. A., and Thompson, D. (1993) Behavioural and physiological options in diving seals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 66:333–348.
- Felger, R. S., Clifton, K., and Regal, P. J. (1976) Winter dormancy in sea turtles: Independent discovery and exploitation in the Gulf of California by two local cultures. *Science* 191:283–285.
- Fry, F. E. J., and Hart, J. S. (1948) The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *Biol. Bull.* 94:66–77.
- Full, R. J., and Tu, M. S. (1991) Mechanics of six-legged runners. *J. Exp. Biol.* 148:129–146.
- Gaunt, A. S., and Gans, C. (1969) Diving bradycardia and withdrawal bradycardia in *Caiman crocodilus*. *Nature, Lond.* 223:207–208.
- Gordon, M. S., Boëtius, I., Evans, D. H., McCarthy, R., and Oglesby, I. C. (1969) Aspects of the physiology of terrestrial life in amphibious fishes. 1. The mudskipper, *Periophthalmus sobrinus*. *J. Exp. Biol.* 50:141–149.
- Graham, J. B. (1974) Aquatic respiration in the sea snake *Pelamis platurus*. *Respir. Physiol.* 21:1–7.
- Grubb, B., Mills, C. D., Colacino, J. M., and Schmidt-Nielsen, K. (1977) Effect of arterial carbon dioxide on cerebral blood flow in ducks. *Am. J. Physiol.* 232:H596–H601.
- Heatwole, H., Seymour, R. S., and Webster, M. E. D. (1979) Heart rates of sea snakes diving in the sea. *Comp. Biochem. Physiol.* 62A:453–456.
- Hemmingsen, A. M. (1960) Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno Hosp.* 9(2):1–110.
- Hindell, M. A., Slip, D. J., Burton, H. R., and Bryden, M. M. (1992) Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Can. J. Zool.* 70:370–379.
- Hochachka, P. W. (1980) *Living Without Oxygen: Closed and Open Systems in Hypoxia Tolerance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 182 pp.
- Hochachka, P. W., Fields, J., and Mustafa, T. (1973) Animal life without oxygen: Basic biochemical mechanisms. *Am. Zool.* 13:543–555.
- Hoyt, D. F. and Taylor, C. R. (1981) Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature, Lond.* 292:239–240.
- Hurtado, A. (1964) Animals in high altitudes: Resident man. In *Handbook of Physiology*, sec. 4, *Adaptation to the Environment* (D. B. Dill, E. F. Adolph, and C. G. Wilber, eds.), pp. 843–860. Washington, D. C.: American Physiological Society.
- Jackson, D. C., and Schmidt-Nielsen, K. (1966) Heat production during diving in the fresh water turtle, *Pseudemys scripta*. *J. Cell. Physiol.* 67:225–232.
- Jones, D. R., West, N. H., Bamford, O. S., Drummond, P. C., and Lord, R. A. (1982) The effect of the stress of forcible submergence on the diving response in muskrats (*Ondatra zibethica*). *Can. J. Zool.* 60:187–193.
- Kanwisher, J. W., Gabrielsen, G., and Kanwisher, N. (1981) Free and forced diving in birds. *Science* 211:717–719.
- King, J. R. (1957) Comments on the theory of indirect calorimetry as applied to birds. *Northwest Sci.* 31:155–169.
- Kleiber, M. (1961) *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. New York: Wiley. 454 pp.
- Kylstra, J. A. (1968) Experiments in water-breathing. *Sci. Am.* 219:66–74.
- Lasiewski, R. C., and Dawson, W. R. (1967) A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69:13–23.
- Lusk, G. (1931) *The Elements of the Science of Nutrition*, 4th ed. Philadelphia: Saunders. 844 pp.
- MacDonald, A. G. (1975) *Physiological Aspects of Deep Sea Biology*. London: Cambridge University Press. 450 pp.
- Mangum, D. C. (1980) Sea anemone neuromuscular responses in anaerobic conditions. *Science* 208:1177–1178.
- Margaria, R., Cerretelli, P., Aghemo, P., and Sassi, G. (1963) Energy cost of running. *J. Appl. Physiol.* 18:367–370.
- Olsson, K. E., and Saltin, B. (1968) Variation in total body water with muscle glycogen changes in man. In *Biochemistry of Exercise, Medicine and Sports Series*, vol. III, pp. 159–162. Basel: Karger.
- Paulev, P. (1965) Decompression sickness following repeated breath-hold dives. *J. Appl. Physiol.* 20:1028–1031.

Schmidt-Nielsen, K. (1972a) Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running. *Science* 177:222–228.

Schmidt-Nielsen, K. (1972b) *How Animals Work*. Cambridge: Cambridge University Press. 114 pp.

Schmidt-Nielsen, K. (1984) *Scaling: Why is Animal Size so Important?* Cambridge: Cambridge University Press. 241 pp.

Scholander, P. F. (1940) Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. *Hvalrådets Skrifter*, no. 22, pp. 1–131.

Shepard, M. P. (1955) Resistance and tolerance of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*) to oxygen lack, with special reference to low oxygen acclimation. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 12:387–446.

Shoubridge, E. A., and Hochachka, P. W. (1980) Ethanol: Novel end product of vertebrate anaerobic metabolism. *Science* 209:308–309.

Smith, E. N., Allison, R. D., and Crowder, W. E. (1974) Bradycardia in a free-ranging American alligator. *Copeia* 1974:770–772.

Snyder, G. K. (1983) Respiratory adaptations in diving mammals. *Respir. Physiol.* 54:269–294.

Somero, G. N., and Hochachka, P. W. (1976) Biochemical adaptations to pressure. In *Adaptation to Environment: Essays on the Physiology of Marine Animals* (R. C. Newell, ed.), pp. 480–510. London: Butterworth.

Stahl, W. R. (1967) Scaling of respiratory variables in mammals. *J. Appl. Physiol.* 22:453–460.

Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K., and Raab, J. L. (1970) Scaling of the energetic cost of running to body size in mammals. *Am. J. Physiol.* 219:1104–1107.

Thomas, H. J. (1954) The oxygen uptake of the lobster (*Homarus vulgaris* Edw.). *J. Exp. Biol.* 31:228–251.

Thompson, D., and Fedak, M. A. (1993) Cardiac responses of grey seals during diving at sea. *J. Exp. Biol.* 174:139–164.

Tucker, V. A. (1968) Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. *J. Exp. Biol.* 48:67–87.

Whalen, W. J. (1966) Intracellular P_{O_2} : A limiting factor in cell respiration. *Am. J. Physiol.* 211:862–868.

Whalen, W. J., Buerk, D., and Thuning, C. A. (1973) Blood-flow-limited oxygen consumption in resting cat skeletal muscle. *Am. J. Physiol.* 224:763–768.

Zapol, W. M., Liggins, G. C., Schneider, R. C., Qvist, J., Snider, M. T., Creasy, R. K., and Hochachka, P. W. (1979) Regional blood flow during simulated diving in the conscious Weddell seal. *J. Appl. Physiol.* 47:968–973.

LEITURAS COMPLEMENTARES

Bennett, P. B., and Elliott, D. H. (1982). *The Physiology and Medicine of Diving*. San Pedro, CA: Best Publishing Co. 570 pp.

Bennet, P. B., and Marquis, R. E. (1994) *Basic and Applied High Pressure Biology*. Rochester, New York: University of Rochester Press. 469 pp.

Boyd, I. L. (ed.) (1993) Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology. *Symp. Zool. London* 66:1–404.

Bouverot, P. (1985) *Adaptation to Altitude-Hypoxia in Vertebrates*. Berlin: Springer-Verlag. 176 pp.

Butler, P. J., and Jones, D. R. (1982) The comparative physiology of diving in vertebrates. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.* 8:179–364.

Calder, W. A., III (1984) *Size, Function, and Life History*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 431 pp.

Dejours, P. (1988) *Respiration in Water and Air: Adaptations – Regulation – Evolution*. Amsterdam: Elsevier. 179 pp.

Elsner, R., and Gooden, B. (1983) *Diving and Asphyxia: A Comparative Study of Animals and Man*. Cambridge: Cambridge University Press. 168 pp.

Faraci, F. M. (1991) Adaptations to hypoxia in birds: how to fly high. *Annu. Rev. Physiol.* 53:59–70.

Fields, J. H. A., (1988) Fermentative adaptations to the lack of oxygen. *Can. J. Zool.* 66:1036–1040.

Heath, J. E., and Heath, M. S. (1982) Energetics of locomotion in endothermic insects. *Annu. Rev. Physiol.* 44:133–143.

Heatwole, H., and Seymour, R. (1975) Diving physiology. In *The Biology of Sea Snakes* (W. A. Dunson ed.) pp. 289–327. Baltimore: University Park Press.

Hochachka, P. W. (1980) *Living Without Oxygen: Closed and Open Systems in Hypoxia Tolerance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 182 pp.

Hochachka, P. W., and Guppy, M. (1987) *Metabolic Arrest and the Control of Biological Time*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 227 pp.

Jones, J. H., and Lindstedt, S. L. (1993) Limits to maximal performance. *Annu. Rev. Physiol.* 55:547–569.

Kleiber, M. (1961) *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. New York: Wiley. 454 pp.

Kooyman, G. L. (1981) *Weddell Seal: Consummate Diver*. New York: Cambridge University Press. 135 pp.

- Kooyman, G. L. (1989) *Diverse Divers: Physiology and Behavior*. Berlin: Springer-Verlag. 200 pp.
- Kooyman, G. L., Castellini, M. A., and Davis, R. W. (1981) Physiology of diving in marine mammals. *Annu. Rev. Physiol.* 43:343–356.
- Kylstra, J. A. (1975) Liquid breathing and artificial gills. In *The Physiology and Medicine of Diving and Compressed Air Work*, 2d ed. (P. B. Bennett and D. H. Elliot, eds.), pp. 155–165. London: Bailliere Tindall.
- Le Boeuf, B. J., and Laws, R. M. (1994) *Elephant Seals: Population, Ecology, Behavior, and Physiology*. Berkeley: University of California Press. 414 pp.
- Lutz, P. L. (1992) Mechanisms for anoxic survival in the vertebrate brain. *Annu. Rev. Physiol.* 54:601–618.
- Lutz, P. L., and Nilsson, G. (1994) *The Brain Without Oxygen: Causes of Failure*. Boca Raton, FL: CRC Press. 118 pp.
- Rayner, J. M. V. (1982) Avian flight energetics. *Annu. Rev. Physiol.* 44:109–119.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972) *How Animals Work*. Cambridge: Cambridge University Press. 114 pp.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984) *Scaling: Why Is Animal Size so Important?* Cambridge: Cambridge University Press. 241 pp.
- Somero, G. N. (1992) Adaptations to high hydrostatic pressure. *Annu. Rev. Physiol.* 54:557–577.
- Stevens, E. D., and Dizon, A. E. (1982) Energetics of locomotion in warm-bodied fish. *Annu. Rev. Physiol.* 44:121–131.
- Suarez, R. K. (1996) Upper limits to mass-specific metabolic rates. *Annu. Rev. Physiol.* 58:583–605.
- Taylor, C. R., and Heglund, N. C. (1982) Energetics of terrestrial locomotion. *Annu. Rev. Physiol.* 44:97–107.
- West, J. B. (1984) Human physiology at extreme altitudes on Mount Everest. *Science* 223:784–788.
- West, J. B. (1985) *Everest: The Testing Place*. New York: McGraw-Hill 187 pp.
- Woakes, A. J., and Foster, W. A. (eds.) (1991) The Comparative Physiology of Exercise. *J. Exp. Biol.* 160:1–340.

PARTE TRÊS

TEMPERATURA

6

EFEITOS DA TEMPERATURA

No capítulo anterior, foram discutidos o metabolismo energético dos animais e a influência de variáveis, tais como concentração de oxigênio, tamanho corpóreo e atividade. Neste capítulo, será discutida a grande influência da temperatura sobre os organismos vivos e seus processos metabólicos.

A vida ativa dos animais limita-se a uma faixa restrita de temperaturas, que varia de alguns graus abaixo do ponto de congelamento da água pura (0°C) até aproximadamente $+50^{\circ}\text{C}$. O enfoque agora será dado à temperatura do organismo, e não de seu meio ambiente. Por exemplo, o ser humano mantém a sua temperatura corpórea em cerca de 37°C independentemente se fica exposto a um frio intenso ou se vai a uma sauna, onde a temperatura é próxima ao ponto de ebulição da água.

Os limites de temperatura para a vida animal são muito restritos quando comparados às temperaturas cósmicas, mas, apesar disso, há a ocorrência de temperaturas adequadas nos oceanos e na maior parte da superfície terrestre, pelo menos em parte do ano.

Nas regiões polares, numerosos pei-

xes e animais invertebrados vivem na água a uma temperatura de $-1,8^{\circ}\text{C}$. No outro extremo, em fontes termais, alguns poucos animais conseguem viver a uma temperatura de cerca de 50°C . Algumas algas verde-azuladas vivem em temperaturas acima de 70°C e algumas bactérias termofílicas proliferam a uma temperatura acima do ponto de ebulição da água.

Fora do limite de temperatura que permite a vida ativa, muitos animais podem sobreviver em um estado de inatividade ou torpor. De fato, alguns conseguem sobreviver a temperaturas extremamente baixas, como a do ar líquido (cerca de -190°C) ou até mesmo a do hélio líquido (-269°C).

A maioria dos animais, entre eles todos os invertebrados aquáticos, apresentam aproximadamente a mesma temperatura que o meio ambiente em que vivem. Por outro lado, em geral, aves e mamíferos mantêm suas temperaturas corpóreas aproximadamente constantes e independentes do meio. Entretanto, alguns outros animais, vertebrados e invertebrados, podem, às vezes, manter uma diferença significativa entre sua própria temperatura e aquela do meio ambiente.

TERMINOLOGIA CONFUSA

Não há um modo simples e fácil de classificar as várias reações ao ambiente térmico. Aves e mamíferos geralmente mantêm suas temperaturas corpóreas acima da ambiental, e classicamente são denominados de animais de sangue quente. Esses termos não são modificados por conveniência, pois já estão bastante sedimentados, porém são imprecisos e muitas vezes enganosos.

Um animal de sangue frio não é necessariamente frio; um peixe tropical, um lagarto do deserto ou um inseto exposto ao sol podem apresentar uma temperatura corpórea mais elevada que a de um mamífero. Além disso, muitos mamíferos e algumas aves passam por períodos de torpor ou hibernação, durante os quais sua temperatura corpórea pode ser reduzida a aproximadamente o ponto de congelamento da água, sem ser prejudicial ao animal. Nesta situação, fica estranho chamá-los de animais de sangue quente.

Os termos científicos correspondentes, *poiquilotérmicos*, para animais de sangue frio, e *homeotérmicos*, para animais de sangue quente, são também imprecisos. A palavra poiquilotérmico (do grego, *poikilos*, inconstante) refere-se ao fato de a temperatura de um animal de sangue frio variar de acordo com a do meio ambiente em que vive. Um peixe tem a temperatura da água em que vive e uma minhoca, a do solo onde é encontrada. Entretanto, um peixe de águas profundas, que vive toda sua vida em águas que apresentam oscilações térmicas dificilmente mensuráveis, é realmente um animal com uma temperatura corpórea praticamente constante. O lógico seria denominá-lo um peixe homeotérmico,* porém esse termo é usado especificamente para aves e mamíferos, animais que, na realidade, apresentam temperaturas corpóreas que normalmente oscilam em vários graus e que durante a hibernação podem até mesmo chegar a cerca de 0°C. Animais que ocasionalmente apresentam temperaturas corpóreas elevadas e bem reguladas e em outras vezes comportam-se de maneira similar aos animais de sangue frio, são frequentemente denominados de *heterotérmicos* (do grego, *heteros*, diferente).

*Os termos *homotérmico*, *homoiotérmico* e *homeotérmico* são usados de forma alternada. São derivados do grego, *homos*, igual e *homoios*, semelhante.

Animais homeotérmicos (aves e mamíferos) geralmente mantêm uma temperatura corpórea elevada e permanecem ativos em ambientes frios e quentes, ao passo que a maioria dos animais poiquilotérmicos fica cada vez mais inativa à medida que a temperatura diminui. Há algumas exceções dignas de nota, como, por exemplo, sob o sol, um lagarto consegue manter sua temperatura corpórea bem acima daquela do ar ambiente. Para diferenciar o lagarto de aves e mamíferos, os quais mantêm a temperatura corpórea por meio da produção metabólica de calor, dispõe-se dos termos *ectotérmico* e *endotérmico*.

Animais endotérmicos são capazes de manter uma temperatura corpórea elevada pela produção interna de calor; os ectotérmicos dependem de fontes externas de calor, principalmente da radiação solar.

Essas definições também têm suas limitações; como será visto a seguir, um atum consegue manter a temperatura de alguns de seus músculos 10 a 15°C acima da temperatura da água. O calor é proveniente do metabolismo muscular, mas o atum não é considerado um animal endotérmico com o mesmo sentido que aves e mamíferos. A aplicação dessa terminologia para os insetos é ainda mais difícil; sob o sol, aquecem-se e ao mesmo tempo produzem calor adicional por meio de intensas contrações musculares. É claro que, nesse caso, um dos termos não se enquadra de maneira evidente pela exclusão do outro, e o mesmo é válido para algumas aves e mamíferos que, sob circunstâncias apropriadas, beneficiam-se do calor solar para reduzir a produção interna de calor.

A escolha dos termos é principalmente uma questão de conveniência e, às vezes, é difícil encontrar termos adequados para cada situação. A questão não é se um dado termo é certo ou não, mas qual a sua utilidade para um determinado propósito. No entanto, os termos usados devem ser definidos de modo preciso, para que não existam dúvidas a respeito de seu significado exato.

EFEITOS DA VARIAÇÃO DE TEMPERATURA

As variações de temperatura exercem efeitos consideráveis em vários processos fisiológicos. Dentro de limites, uma elevação de temperatura acelera a maioria dos processos. Por exemplo, considere o efeito sobre a taxa de consumo de oxigênio, a qual é uma expressão

adequada da atividade metabólica global de um animal.

Dentro dos limites de variação da temperatura que um animal pode suportar, a taxa de consumo de oxigênio frequentemente aumenta de modo constante e regular com a elevação da temperatura. Em geral, uma elevação de 10°C na temperatura provoca um aumento de 2 a 3 vezes na taxa de consumo de oxigênio.

O aumento de uma taxa causado pela elevação de 10°C na temperatura é denominado Q_{10} . Se a velocidade, duplicar, o Q_{10} será 2; se triplicar, o Q_{10} será 3, e assim por diante. Este termo é usado não somente para o consumo de oxigênio, mas para todos os processos que envolvam taxa, e que sejam influenciados pela temperatura (ver Apêndice D).

Se um animal suporta uma ampla variação de temperatura, sua taxa de consumo de oxigênio pode se acelerar enormemente à medida que a temperatura se eleva. Logo, com um Q_{10} de 2 e uma temperatura inicial de 0°C, a taxa duplicaria com um aumento de temperatura de 10°C; ela quadruplicaria com um aumento de 20°C; e aumentaria 8 vezes com um aumento de temperatura de 30°C. Com um Q_{10} de 3, o aumento no consumo de oxigênio aumentaria 3, 9, 27 vezes, respectivamente, para os mesmos intervalos de temperatura.

Ao fazer um gráfico utilizando-se esses valores (Fig. 6.1), obtém-se curvas rapidamente ascendentes, conhecidas como curvas exponenciais, descritas em matemática por funções exponenciais,* em fórmula geral:

$$y = b \cdot a^x$$

Se R_2 e R_1 são as velocidades a duas temperaturas T_2 e T_1 , usa-se o símbolo usual Q_{10} e a equação será:

$$R_2 = R_1 \cdot Q_{10}^{\frac{T_2 - T_1}{10}}$$

Alguns processos que envolvem taxas, tais como aceleração, desintegração radiativa espontânea e curvas de crescimento, são descritos por equações diferenciais. Cálculos que requerem equações exponenciais podem ser feitos, de forma apropriada, pelo uso de logaritmo:

$$\log y = \log b + x \cdot \log a$$

ou

$$\log R_2 = \log R_1 + \log Q_{10} \cdot \frac{T_2 - T_1}{10}$$

* Ver também Apêndice C.

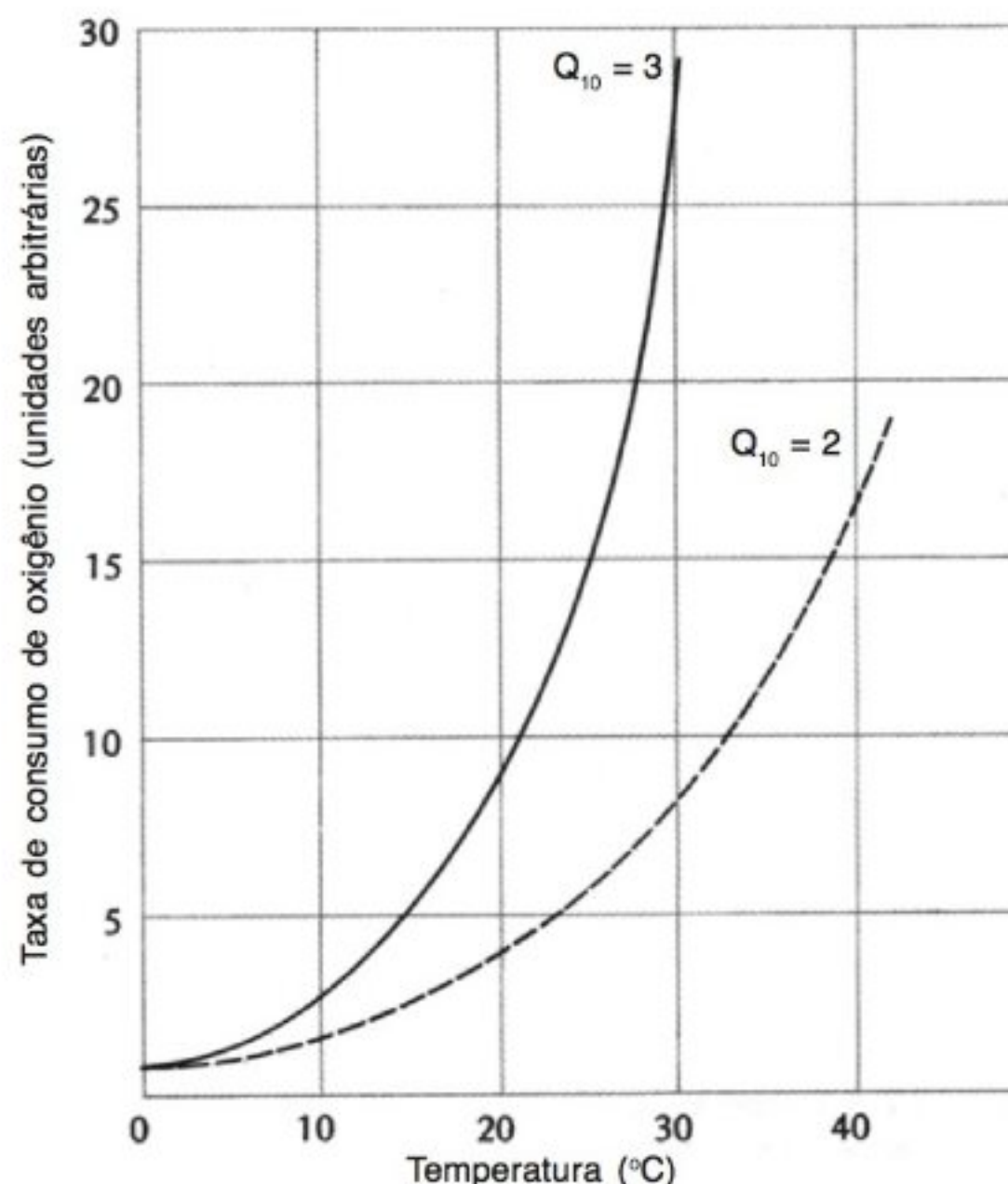


Fig. 6.1 Muitos processos que envolvem taxas e que dependem da temperatura ocorrem cada vez mais rápidos à medida que a temperatura se eleva. Ver texto para comentários adicionais.

Agora, observa-se que o $\log R_2$ aumenta linearmente com a variação de temperatura ($T_2 - T_1$). Isso significa que, se for feito um gráfico do \log da taxa contra a temperatura, obtém-se uma reta. Isso é comumente feito em uma folha para gráficos, com logaritmo na ordenada e abscissa linear (conhecido como papel para gráfico semilog). A figura 6.2 apresenta um gráfico representando essa forma da equação.

É claro que não é necessário determinar duas taxas com exatamente 10°C de diferença para o cálculo do Q_{10} . Quaisquer duas temperaturas podem ser usadas, contanto que apresentem uma diferença suficiente para a obtenção de informação confiável, sobre o efeito da temperatura. Para obtermos o Q_{10} , quando as taxas tiverem sido observadas a duas temperaturas diferentes, rearranjamos a equação e uma das seguintes formas pode ser usadas:

$$\log Q_{10} = (\log R_2 - \log R_1) \cdot \frac{10}{T_2 - T_1}$$

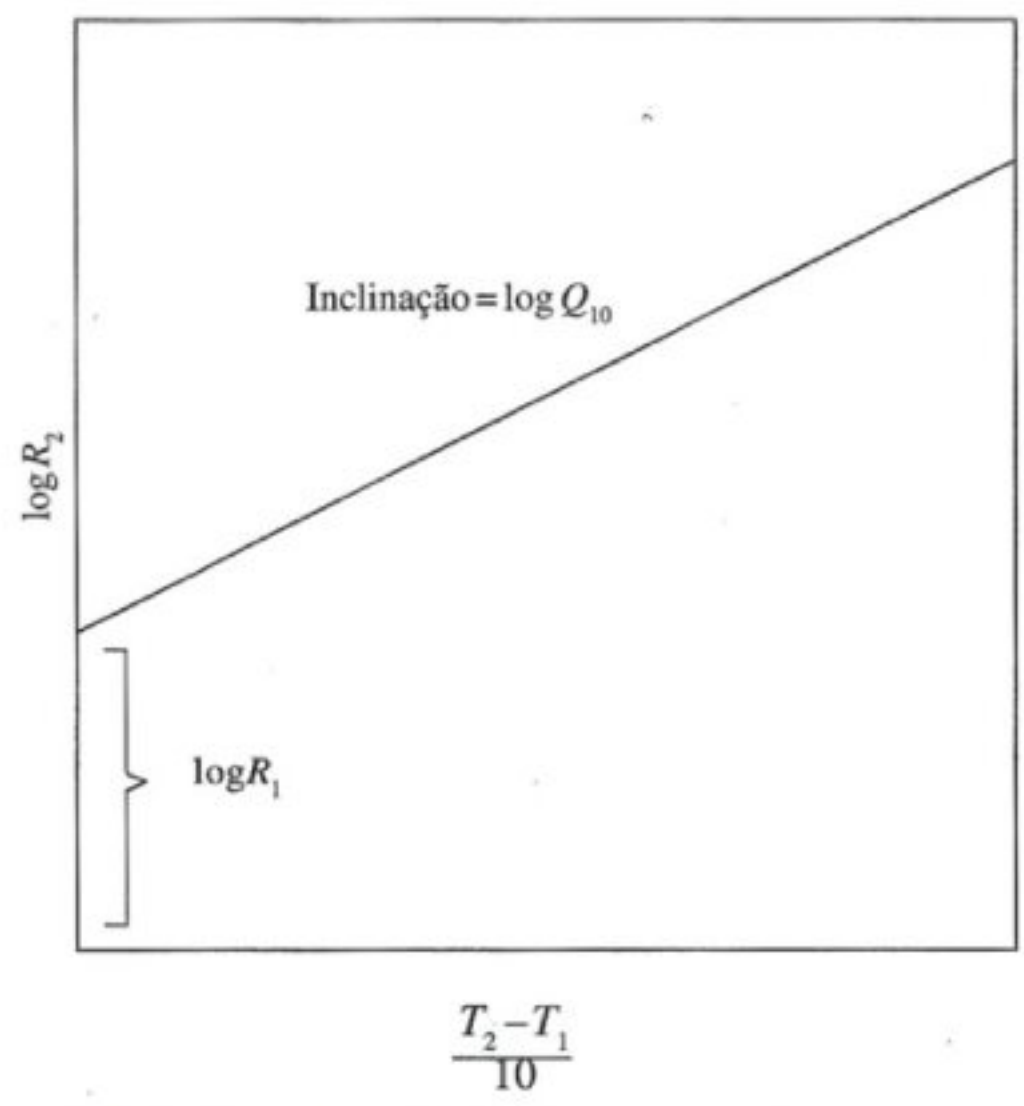


Fig. 6.2 Uma taxa dependente da temperatura do tipo apresentada na figura 6.1, quando plotada numa ordenada logarítmica, resultará em uma reta. Observe que a abscissa é linear e somente a ordenada é logarítmica. Para maiores explicações, ver texto.

ou

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}}$$

Pode-se então calcular o Q_{10} para o intervalo entre T_1 e T_2 . Entretanto, com mais frequência, o Q_{10} não permanece o mesmo para toda a gama de variação de temperaturas que o animal pode tolerar, sendo necessário especificar com precisão as condições sob as quais as observações foram feitas.

Agora um exemplo real: as taxas de consumo de oxigênio do besouro da batata do Colorado entre 7 e 30°C são fornecidas na tabela 6.1. Ao longo dessa faixa de variação, o consumo de oxigênio aumenta com a temperatura e o Q_{10} para toda a faixa de variação é de 2,17. Entretanto, se o Q_{10} for calculado para cada intervalo de temperatura, nos quais foram feitas observações, verifica-se que, acima de 20°C, o Q_{10} permanece constante em aproximadamente 2,5, mas, a temperaturas mais elevadas, o Q_{10} diminui (Tab. 6. 1, última coluna). Se

TABELA 6.1 Taxas de consumo de oxigênio do besouro da batata do Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) a várias temperaturas entre 7 e 30°C. Antes do experimento, os animais tinham sido mantidos a 8°C (Dados de Marzusch, 1952).

Temperatura (°C)	O ₂ consumido (μl g ⁻¹ h ⁻¹)	Intervalo de temperatura (°C)	Q ₁₀
7	61		
10	81	7-10	2,57
15	126	10-15	2,41
20	200	15-20	2,52
25	290	20-25	2,10
30	362	25-30	1,56

os mesmos dados forem colocados em um gráfico, fica mais evidente que as observações, quando a temperatura excede cerca de 20°C, desviam-se de uma função exponencial normal (Fig. 6.3).

É um pouco trabalhoso e demorado calcular o Q_{10} para cada conjunto de observações e é também pouco prático elaborar uma curva exponencial com coordenadas aritméticas para comparação com os dados observados. Ao contrário, se os números são plotados em uma ordenada logarítmica, obtém-se uma reta para o intervalo no qual o efeito da temperatura permanece constante e o Q_{10} não varia (Fig. 6.4). A reta nesta figura corresponde a um Q_{10} de 2,50 e pode-se notar que as observações acima de 20°C acompanham inteiramente esta reta. Contudo, acima de 20°C, a taxa de consumo de oxigênio desvia-se progressivamente da reta (isto é, embora ainda exista um aumento na taxa com a temperatura, a extensão do efeito da temperatura diminui). Mesmo a temperaturas mais elevadas, a redução do con-

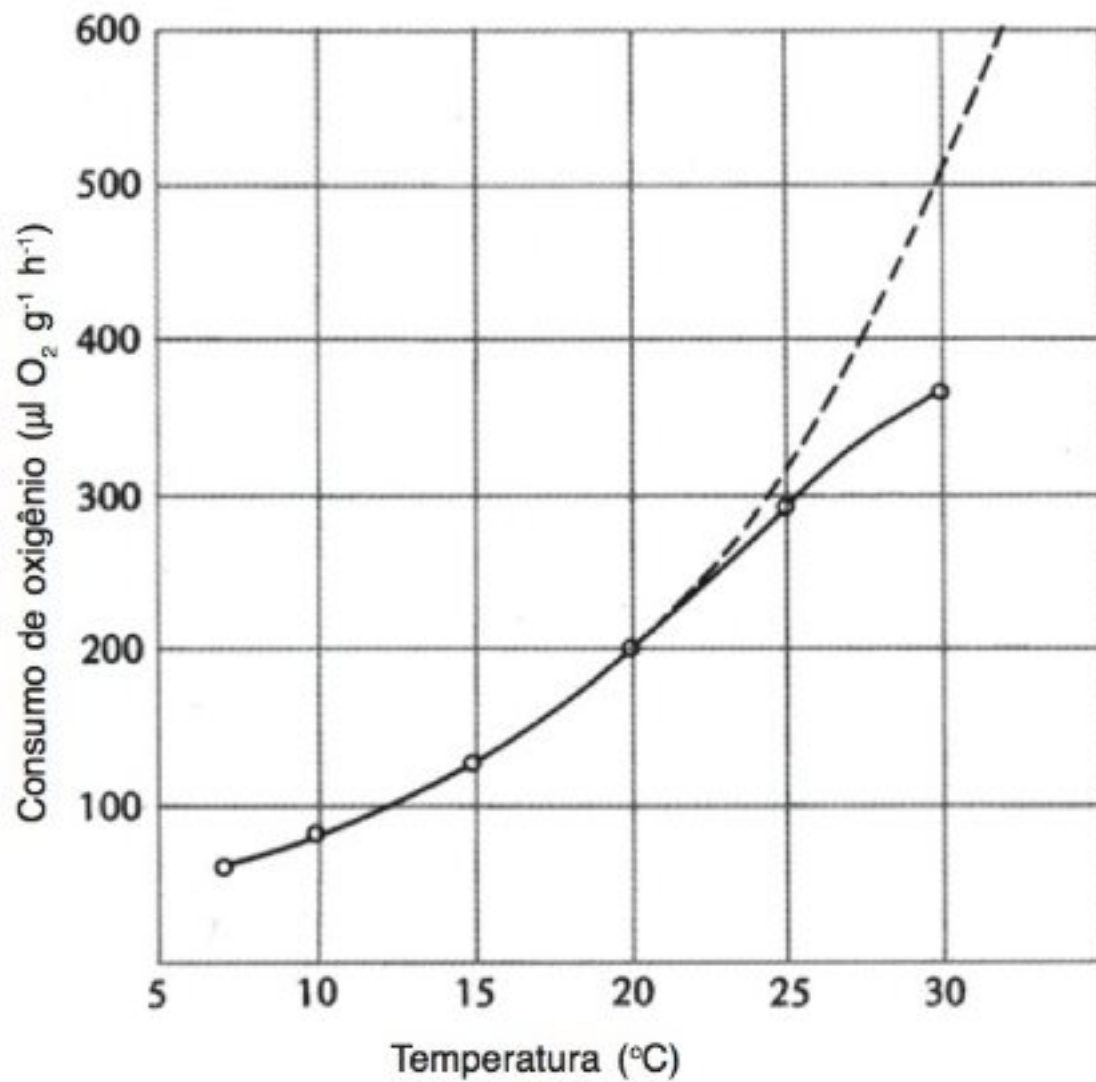


Fig. 6.3 A taxa de consumo de oxigênio do besouro da batata do Colorado aumenta com a temperatura (linha contínua). Linha tracejada mostra a curva esperada se o Q_{10} permanecesse constante em 25. Os dados são os mesmos da tabela 6. 1.

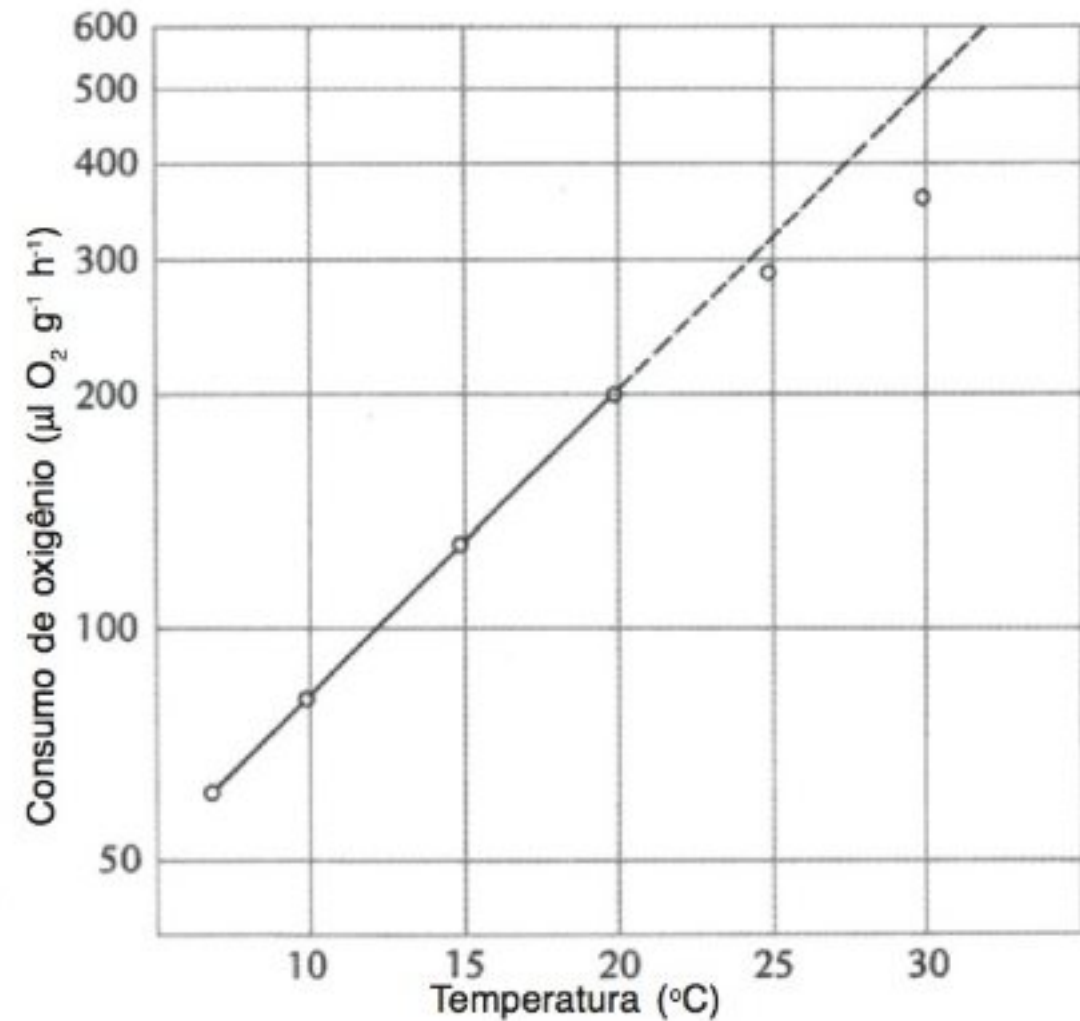


Fig. 6.4 Quando os pontos são plotados em uma ordenada logarítmica, a taxa de consumo de oxigênio do besouro da batata do Colorado apresenta uma dependência linear em relação à temperatura até 20°C. Acima dessa temperatura, a taxa não aumenta tão rapidamente quanto esperado a partir de um Q_{10} constante de 2,5 (linha pontilhada). Os dados são os mesmos da Tabela 6.1 e da figura 6.3.

sumo de oxigênio é mais acentuada e, eventualmente, a temperatura letal limite é atingida.

TEMPERATURAS EXTREMAS: LIMITES PARA A VIDA

Os animais diferem quanto às faixas de temperatura que podem suportar. Alguns apresentam um intervalo de variação bem restrito; outros, mais amplo. Além disso, a tolerância à temperatura pode variar com o tempo e um certo grau de adaptação é possível, de forma que a exposição contínua a uma temperatura próxima do limite de tolerância frequentemente amplia esse limite. Alguns organismos são mais sensíveis a temperaturas extremas durante alguns períodos de sua vida, particularmente durante os estágios iniciais de desenvolvimento.

Ao se discutir tolerância a temperaturas extremas,

deve-se distinguir entre temperaturas nas quais um organismo pode sobreviver e aquelas nas quais pode completar todo o seu ciclo de vida. Devemos também nos lembrar de que uma temperatura letal exata para certo organismo não pode ser determinada, pois o tempo de exposição é de grande importância: uma dada temperatura elevada, que pode ser tolerada por vários minutos, pode ser letal se mantida por várias horas.

Um aspecto adicional é importante: a preocupação é com a temperatura do organismo e não do meio ambiente em que vive. Para praticamente todos os organismos aquáticos, as duas são quase idênticas; porém, para os organismos terrestres, como indicado, podem diferir em muito. Um lagarto sob o sol pode, pela radiação solar, atingir uma temperatura corpórea de 10 a 20°C acima da temperatura do ar circundante. Entre os animais denominados de sangue quente, mamíferos e aves, a maioria pode tolerar somente uma pequena variação

da temperatura corpórea e isso não deve ser confundido com a ampla variação da temperatura do meio no qual esses animais vivem – do Ártico aos desertos mais quentes.

TOLERÂNCIA À TEMPERATURA ELEVADA

Não se conhece nenhum animal que viva e realize seu ciclo de vida completo a uma temperatura de 50°C. Vegetais multicelulares também possuem um limite superior de temperatura de cerca de 50°C, mas alguns vegetais unicelulares possuem maior tolerância térmica. Por exemplo, uma alga unicelular verde azulada *Synechococcus* é encontrada em fontes termais a uma temperatura de até 73 a 75°C. Parece ser esse o limite superior para a vida fotossintética. Bactérias termofílicas são mais tolerantes ao calor, algumas vivem e crescem em fontes termais no Parque Nacional de Yellowstone, onde a temperatura é de cerca de 92°C, que é o ponto de ebulição da água na altitude do parque. As bactérias coletadas em fendas hidrotérmicas do fundo do mar toleram temperaturas ainda mais altas e podem desenvolver-se a temperaturas bem acima de 100°C. Mais de 20 gêneros diferentes são hoje conhecidos, e quase todas as bactérias são anaeróbias obrigatórias (Adams, 1993).

Como indicado no início do capítulo, um animal em estado de repouso pode apresentar uma tolerância extrema a temperaturas elevadas. Por exemplo, uma larva de mosca (*Polypedilum*, da Nigéria e Uganda) pode tolerar a desidratação e nesse estado pode sobreviver a uma temperatura de 102°C por 1 minuto e depois crescer e metamorfosear-se com êxito (Hinton, 1960). Um outro exemplo de tolerância extrema ocorre com os ovos de um crustáceo de água doce (*Triops*, do Sudão); esses ovos sobrevivem durante o inverno e início do verão em lama seca, onde podem ser expostos a temperaturas acima de 80°C. No laboratório, resistem a temperaturas 1°C abaixo do ponto de ebulição. Com a elevação do ponto de ebulição da água, aumentando-se a pressão no recipiente, eles resistem a uma temperatura de 103°C ± 1°C, durante 16 horas, apesar de morrerem em 15 minutos a 106°C (Carlisle, 1968).

A partir desses exemplos, deve ficar claro que o limite superior de temperatura para a preservação da vida não pode ser determinado com precisão.

Determinação de temperaturas letais

Quando vários indivíduos de uma espécie animal são expostos a uma temperatura próxima ao seu limite de tolerância, alguns podem morrer e outros sobrevivem. Qual é a temperatura letal exata para esta espécie?

A *temperatura letal* é comumente definida como aquela na qual 50% dos animais morrem e 50% sobrevivem, freqüentemente denominada T_{L50} . Para a determinação dessa temperatura por tentativa e erro, seriam necessários muitos experimentos antes de um deles resultar em exatamente metade dos animais mortos. Ao invés disso, após a temperatura letal aproximada ter sido estabelecida, segue-se o procedimento indicado na figura 6.5. Vários grupos (por exemplo, quatro) são expostos durante o mesmo período (por exemplo, 2 horas) a uma série de temperaturas e a porcentagem de sobrevivência a cada temperatura é colocada em um gráfico. A T_{L50} pode ser, então, prontamente extraída do gráfico.

Esse procedimento fornece a temperatura letal apenas para o tempo de exposição usado no experimento; exposições mais curtas resultam em sobrevivência maior, e as mais prolongadas, geralmente, em sobrevivência menor. O efeito do tempo de exposição pode ser determinado pela realização de testes semelhantes ao da figura 6.5 para diferentes períodos de exposição – por exemplo, 1, 2, 4 e 8 horas. Se os vários valores de T_{L50} obtidos forem plotados num gráfico em relação ao tempo de exposição, os pontos geralmente cairão sobre uma reta quando se utiliza a escala log na abscissa (Fig. 6.6). Essa é a razão pela qual os intervalos de tempo nesse exemplo foram escolhidos para corresponder diretamente a uma escala logarítmica. Tem-se então um gráfico único que fornece um quadro completo da tolerância à temperatura do organismo em questão.

Temperaturas letais e causas de morte por calor

Os diferentes animais apresentam tolerâncias muito diferentes à temperatura. Quase todos os animais morrem a uma temperatura de cerca de 50°C, e muitos quando são expostos a temperaturas muito mais baixas.

As diferenças nos limites superiores à vida são desfrutadas pela abelha melífera japonesa *Apis cerana japonica*. Quando atacadas pelo vespão predador *Vespa mandarinia japonica*, as abelhas matam o vespão, mas não como se acreditava previamente, picando-o.

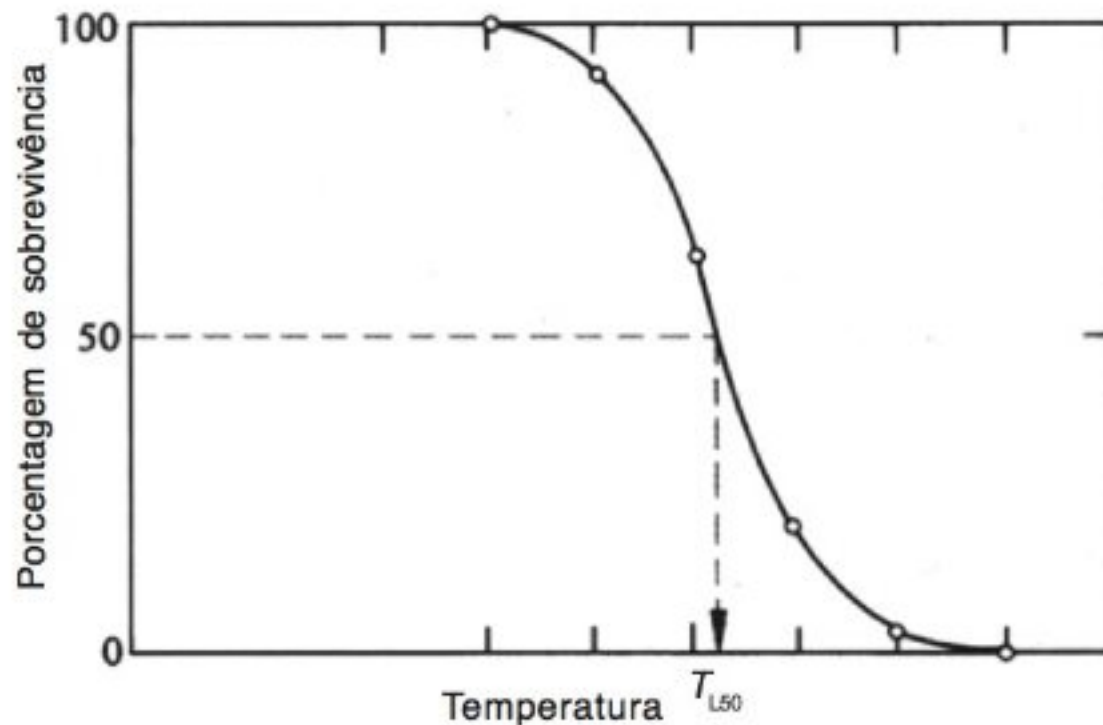


Fig. 6.5 Para determinar a temperatura que é letal para 50% de um grupo de organismos (a T_{L50}), experimentos são realizados a várias temperaturas e, depois que os dados são colocados em um gráfico, é feita a leitura da temperatura na qual há sobrevivência de 50%.

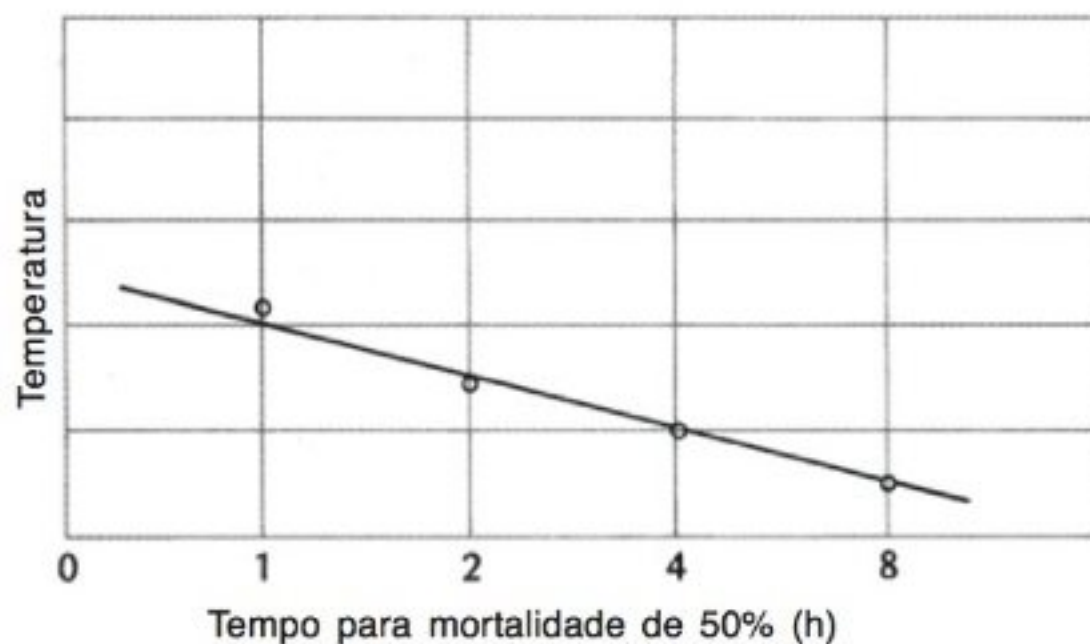


Fig. 6.6 O efeito do tempo de exposição sobre a tolerância à temperatura fica evidente se a T_{L50} for plotada contra a duração de cada experiência em que a T_{L50} foi determinada.

Ao invés disso, mais de 500 abelhas envolvem rapidamente o vespão em uma bola e a temperatura deste sobe imediatamente para 48°C, um limite letal para o vespão, mas não para as abelhas. O limite letal superior para elas é 48-50°C, mas o do vespão gigante é 44-46°C (Ono e col., 1995).

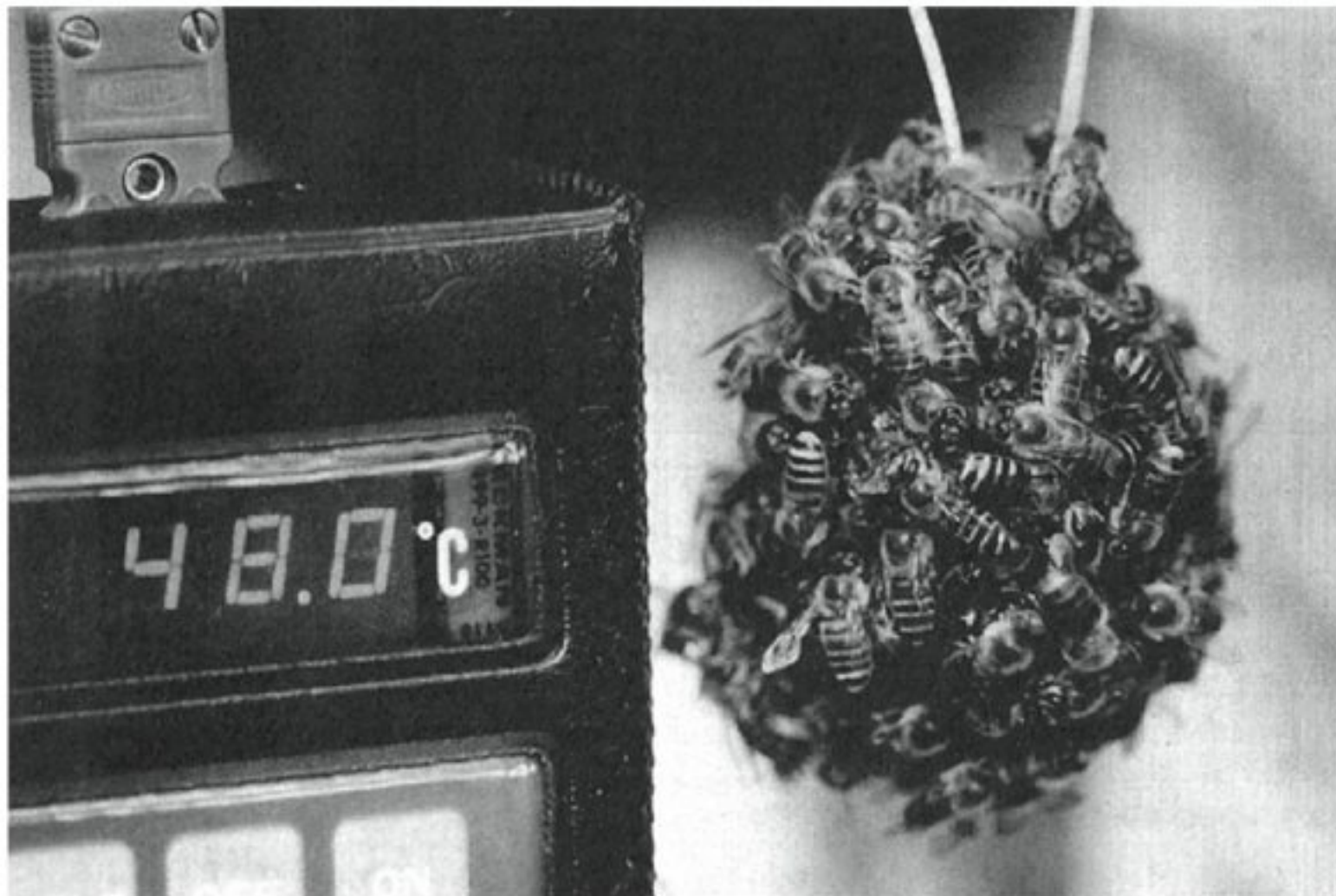
A tolerância mais extrema à temperatura, entre os animais altamente organizados, foi relatada para a formiga prateada do deserto do Saara. Esta formiga forrageia ativamente sob temperaturas entre 46,5 e 53,6°C, mas tolera este calor extremo por períodos muito breves e morre se for exposta a ele por mais de alguns minutos (Wehner e col., 1992).

Tabela 6.2 A resistência térmica de caramujos encontrados na parte superior da zona de maré é quase 10°C mais elevada que a resistência de caramujos próximos da linha de maré baixa. A temperatura fornecida é a mais elevada a partir da qual os caramujos podem se recuperar após uma hora de exposição (Fraenkel, 1968).

Ocorrência	Caramujo	Temperatura (°C)
Zona de arrebentação, parte superior da zona do estirâncio	<i>Tectarius vilis</i>	48,5
	<i>Planaxis sulcatus</i>	48
	<i>Nodilittorina granularis</i>	47
	<i>Littorina brevicola</i>	47
Poças de arrebentação rasas	<i>Paesiella raepstortiana</i>	47
Parte média da zona do estirâncio	<i>Nerita japonica</i>	46
	<i>Nerita albicilla</i>	44
Parte inferior da zona do estirâncio em locais cobertos ou sombreados ou sob pedras	<i>Lunella coronata</i>	43
	<i>Drupa granulatus</i>	42
	<i>Purpura clavigerus</i>	42
	<i>Monodonta labis</i>	42
Parte inferior da zona do estirâncio na margem da água	<i>Tegula lischket</i>	39

Ainda que a vida ativa animal possua um limite superior de cerca de 50°C muitos animais morrem quando são expostos a temperaturas muito mais baixas. Isso é particularmente válido para animais aquáticos e, particularmente, para animais marinhos, os quais geralmente não são expostos a temperaturas muito elevadas. Mesmo em mares tropicais, a temperatura raramente é mais elevada que 30°C, embora possa ser mais elevada em pequenas baías fechadas e lagoas.

Entretanto, a situação é diferente para os animais do estirâncio. Com a maré baixa, esses animais são expostos ao ar quente e à radiação solar, e suas temperaturas podem aumentar consideravelmente: até certo ponto, eles se mantêm frios por meio da evaporação de água, mas, enquanto expostos ao ar, suas reservas limitadas de água restringem esta forma de resfriamento.



ABELHAS MELÍFERAS JAPONESAS Quando uma colônia de abelhas melíferas japonesas *Apis cerana japonica* é atacada pelo grande vespão predador, *Vespa mandarinia japonica*, o predador é envolvido por centenas de abelhas. A temperatura no centro da "massa de abelhas" sobe imediatamente para 48°C, um limite letal para o vespão, mas tolerado pelas abelhas. (Cortesia de Masato Ono, Faculdade de Agricultura, Tóquio.)

Os caramujos do estirâncio apresentam uma nítida correlação entre a resistência térmica e sua localização na zona de maré (Tab. 6.2). Aqueles caramujos localizados acima na zona de maré e, portanto, fora da água e expostos por um tempo maior, apresentam resistência térmica substancialmente mais elevada que aqueles na parte inferior da zona de maré, próximos à linha da maré baixa.

Os peixes de maior tolerância térmica são provavelmente os *pupfish* do deserto que vivem em mananciais quentes na Califórnia e Nevada. A espécie *Cyprinodon diabolis* vive em um manancial conhecido como Cova do Diabo, onde a temperatura (33,9°C) provavelmente tem se mantido invariável por pelo menos 30.000 anos (Brown e Feldmeth, 1971). O limite letal superior para esse minúsculo peixe, que quando adulto pesa menos de 200 mg, é de cerca de 43°C – a temperatura mais elevada conhecida para qualquer espécie de peixe.

Em contraste, alguns animais dos Pólos Ártico e Antártico apresentam uma tolerância térmica surpreendentemente baixa. Os peixes da Antártida, do gênero *Trematomus*, são particularmente termossensíveis e possuem uma temperatura letal superior de cerca de 6°C. Na natureza, esses peixes vivem em água com uma temperatura média de -1,9°C, que varia durante o ano em somente cerca de 0,1°C (Somero e DeVries, 1967).

A tolerância térmica extremamente baixa desses

animais é importante para a compreensão do mecanismo de morte por calor. Alguns fatores sugeridos, que contribuem para a morte por calor, são os seguintes:

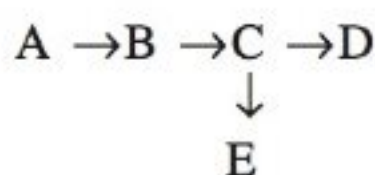
1. Denaturação de proteínas, coagulação térmica;
2. Inativação térmica de enzimas a um ritmo que supera o de formação;
3. Suprimento inadequado de oxigênio;
4. Efeitos de temperaturas diferentes (Q_{10}) em reações metabólicas interdependentes;
5. Efeitos da temperatura na estrutura de membranas.

Consideremos a denaturação de proteínas: é certo que muitos animais morrem a temperaturas nas quais ocorre denaturação térmica de proteínas, pois muitas proteínas são denaturadas a temperaturas acima de 45 a 55°C. Contudo, é difícil imaginar que a denaturação térmica de qualquer proteína pudesse ocorrer a +6°C, a temperatura letal para *Trematomus*.

Outra sugestão para a causa da morte por calor é a inativação térmica de alguns sistemas enzimáticos particularmente sensíveis à temperatura. Novamente, é difícil imaginar enzimas tão termolábeis que sejam inativadas a +6°C. Alguns sistemas enzimáticos de *Trematomus*, que foram testados em relação a esse fenômeno, realmente apresentaram um aumento de atividade acima de 30°C (Somero e DeVries, 1967).

A terceira possibilidade, que a morte térmica seja causada pelo suprimento inadequado de oxigênio pois a elevação da temperatura aumenta a demanda de oxigênio, pode ser excluída em muitos casos. Por exemplo, o fornecimento de oxigênio puro para insetos, ao invés de ar, não os capacita a sobreviver em temperaturas mais elevadas. Da mesma maneira, a truta, um peixe de águas frias, morre à mesma temperatura em águas quentes, mesmo que o conteúdo de oxigênio da água seja aumentado em várias vezes, pelo arejamento com oxigênio puro.

A quarta possibilidade é compatível com muitas das informações disponíveis. Se vários processos do metabolismo intermediário forem influenciados de modo diferente pela temperatura (têm valores diferentes de Q_{10}), poderá ocorrer a depleção ou acúmulo de alguns produtos metabólicos intermediários. Considere o seguinte esquema:



Se neste esquema o processo $C \rightarrow D$ for acelerado, pelo aumento da temperatura, mais que o processo $B \rightarrow C$, o composto intermediário C será depletado à temperatura elevada. Se o composto intermediário C for também necessário para outra finalidade metabólica, E , ele não mais se encontrará em quantidade suficiente. Sensibilidades diferentes à temperatura de várias centenas de enzimas metabólicas que participam do metabolismo intermediário podem, portanto, facilmente causar um desarranjo do equilíbrio bioquímico normal do organismo.

Ainda que a possibilidade de sensibilidades térmicas distintas de sistemas enzimáticos propiciem uma explicação plausível da morte térmica sob certas circunstâncias (p. ex., os peixes da Antártida que morrem a $+6^{\circ}\text{C}$), esse não é necessariamente o único fator responsável pela morte por calor.

A última possibilidade, alterações na estrutura da membrana, é muito importante e abrange uma extensa gama de aspectos. A concepção comumente aceita é que uma membrana consiste de uma camada dupla de lipídios com uma variedade de proteínas funcionais nela embebida ou a ela ligadas, e que qualquer alteração nas interações entre essas camadas pode ocasionar alterações nas propriedades funcionais da membrana. A tem-

peratura (isto é, alterações na energia cinética) exerce efeitos profundos em tais interações, afetando ordens superiores da estrutura das proteínas, interações proteína-lipídio, lipídio-lipídio e assim por diante; em suma, estruturas moleculares que dependem de interações frágeis, facilmente alteradas pela temperatura. Tais distúrbios na integridade da função da membrana parecem constituir um fator primário na lesão aos organismos causada pelo calor.

TOLERÂNCIA AO FRIO E CONGELAMENTO

Os efeitos da temperatura baixa causam, no mínimo, tanta perplexidade quanto os da temperatura elevada. Alguns organismos podem suportar congelamento prolongado, mas a maioria dos animais não consegue. Alguns animais podem sobreviver à submersão em nitrogênio líquido a -196°C ou até mesmo em hélio líquido a -269°C porém alguns são tão sensíveis ao frio que morrem em temperaturas bem acima do congelamento. Indivíduos que possuem aquários domésticos com peixes tropicais sabem disso, pois, se o aquecedor não estiver ligado em uma manhã fria, os peixes poderão ser encontrados mortos.

Por exemplo, os peixes ciprinídeos do mar das Antilhas (*Lebistes reticulatus*), mantidos à temperatura ambiente de 23°C ou acima, morrerão caso sejam resfriados para cerca de 10°C . Portanto, a morte dos peixes é, aparentemente, causada pela depressão do centro respiratório pelo frio, seguida de lesão por anoxia. A base para essa conclusão é que um aumento no conteúdo de oxigênio da água aumenta a sobrevivência e uma redução aumenta a suscetibilidade ao frio.

Resistência ao frio

Animais que vivem em regiões temperadas e frias ficam, com frequência, expostos a períodos prolongados de temperaturas invernais que estão bem abaixo do ponto de congelamento da água. A sobrevivência dos animais de sangue frio a temperaturas abaixo de zero depende de características fisiológicas e bioquímicas que podem ser descritas como *resistência ao frio*.

São possíveis duas estratégias gerais para a resistência ao frio: um animal pode ser *tolerante ao congelamento*, o que significa que sobrevive ao congelamento prolongado e formação de gelo no seu corpo; por

outro lado, um animal pode ser *tolerante ao congelamento* e morrer se houver formação interna de gelo. Em áreas frias, tais animais devem ser capazes de evitar a formação de gelo, mesmo quando expostos a temperaturas tão baixas quanto -40°C ou -50°C .

Congelamento e formação de gelo

Para avaliar os animais que podem sobreviver a temperaturas congelativas e, principalmente, aqueles intolerantes ao congelamento, que sobrevivem sem que haja a formação de gelo, é necessário compreender as condições físicas sob as quais o gelo é formado quando a água ou soluções aquosas são resfriadas a temperaturas abaixo de zero.

Se a água for resfriada abaixo de 0°C , ponto de congelamento da água, o congelamento não ocorrerá necessariamente de imediato. Uma amostra de água pura pode ser resfriada abaixo de 0°C sem que haja a formação de gelo e dizemos que a amostra é *super-resfriada*. A probabilidade dessa água super-resfriada congelar depende de três variáveis importantes: temperatura, presença de núcleos para a formação de gelo e tempo. Na ausência de materiais estranhos formadores de núcleos, uma amostra de água puríssima é prontamente super-resfriada a -20°C antes de congelar e, caso sejam tomadas precauções especiais, a água pode ser super-resfriada à aproximadamente -40°C . No instante em que um núcleo inicial de gelo é formado, o congelamento progride rapidamente por toda a amostra.

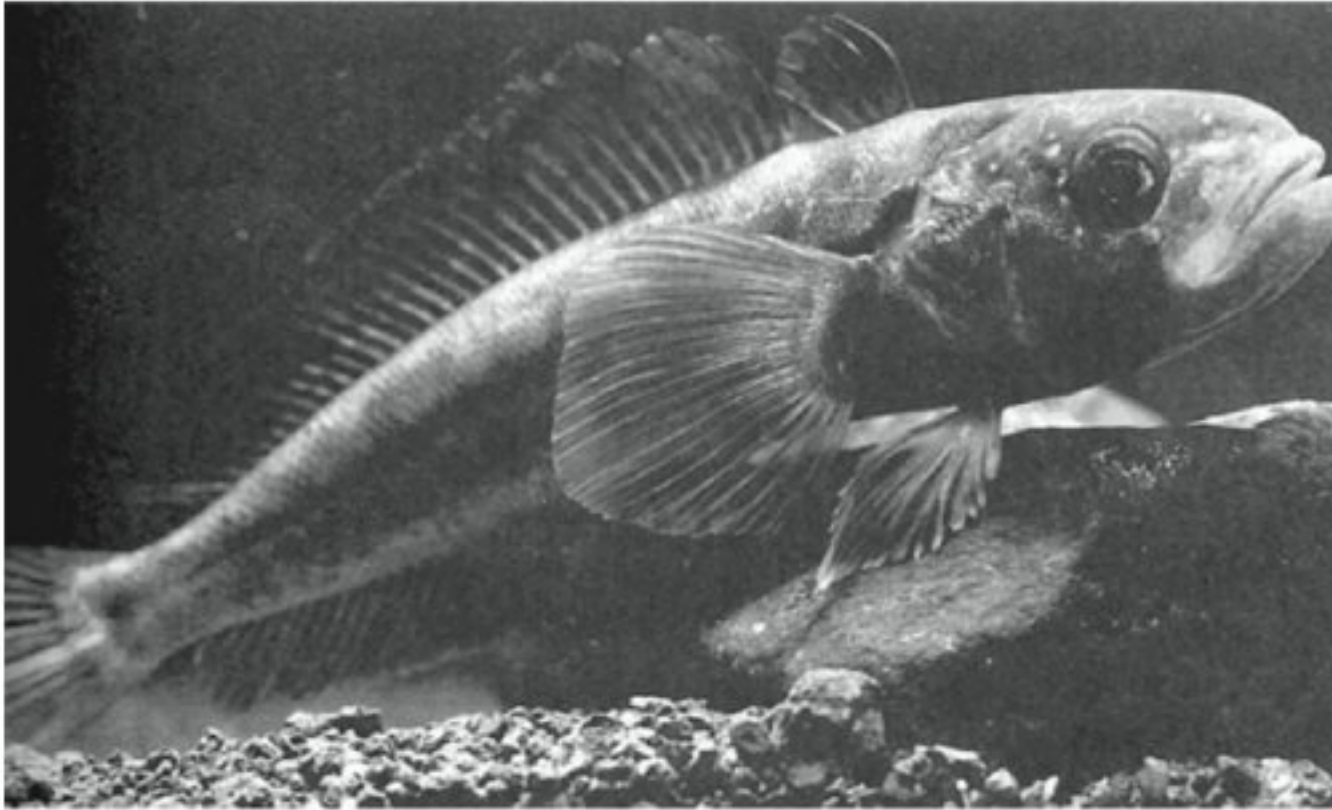
Se uma amostra inicial de água completamente congelada for aquecida, inicialmente o calor elevará a temperatura a 0°C e parte do gelo começará a derreter. Aumentando-se o calor, mais gelo passará ao estado líquido, mas, a temperatura permanecerá em 0°C enquanto existir gelo na amostra. A retirada do calor faz com que os cristais de gelo aumentem de tamanho, mas, enquanto existir água no estado líquido, a temperatura permanecerá em 0°C (esses procedimentos necessitam de aquecimento e resfriamento a uma taxa suficientemente lenta para manter a temperatura uniforme em toda a amostra). Assim que aparecer qualquer cristal diminuto de gelo, o *ponto de congelamento* e o *ponto de fusão* da água pura serão os mesmos: 0°C . O *ponto de super-resfriamento*, a temperatura na qual a formação de gelo ocorre pela primeira vez quando uma amostra estiver sendo resfriada, pode ser muito mais baixo.

As substâncias dissolvidas presentes na água serão agora consideradas. Os solutos reduzem o ponto de fusão e, em geral, também a extensão do super-resfriamento que pode ocorrer antes do início do congelamento. Suponha uma solução, a uma dada temperatura abaixo de 0°C , a qual está em equilíbrio com alguns cristais de gelo existentes. Se o calor for removido, mais água passará à forma de gelo e os cristais aumentarão de tamanho; se for feito o aquecimento, parte do gelo derreterá. Quando o resfriamento fizer com que a água passe ao estado sólido, a concentração do soluto no restante do líquido aumentará, reduzindo, assim, gradualmente a temperatura na qual mais gelo poderá ser formado. Esse processo pode continuar até que toda a amostra esteja totalmente congelada e toda a água tenha passado ao estado sólido, porém este ponto é difícil de ser determinado e apenas raramente é considerado.

O que precisamos saber é a temperatura na qual haja uma quantidade diminuta de gelo em uma amostra líquida que esteja em equilíbrio termodinâmico nessa temperatura. Isso é muitas vezes identificado como o “ponto de congelamento”, porém poderia igualmente ser chamado de “ponto de fusão”. O ponto de congelamento é freqüentemente determinado congelando-se toda a amostra, observando-a durante o aquecimento lento e fazendo-se a leitura da temperatura quando o último cristal diminuto de gelo está prestes a mudar de estado. Esse é, portanto, o ponto de congelamento, bem como o de fusão: na água e em soluções simples contendo sais, açúcares e outros, os dois são idênticos. Em sistemas biológicos, no entanto, os pontos de congelamento e fusão não são necessariamente os mesmos.

Super-resfriamento e animais intolerantes ao congelamento

Um animal pode ficar exposto a uma temperatura consideravelmente abaixo do ponto no qual seus líquidos corpóreos possivelmente congelariam, todavia permanecem super-resfriados, a menos que a formação de gelo se inicie por meio da nucleação. Tal super-resfriamento é, de fato, de grande importância para a sobrevivência de muitos animais. Durante uma noite ocasionalmente fria, por exemplo, o super-resfriamento pode ser essencial para os animais intolerantes ao congelamento que não conseguem buscar um refúgio mais quente. Répteis e anfíbios, cujos fluidos corpóreos, se nuclea-



ICEFISH O sangue do peixe antártico *Trematomus borchgrevinkii* contém uma glicoproteína que atua como uma substância anticongelativa. Tal substância permite ao peixe nadar na água do mar a uma temperatura de $-1,8^{\circ}\text{C}$, embora a pressão osmótica do seu sangue, na ausência do anticongelativo, seja insuficiente para evitar a formação de gelo a essa temperatura. (Cortesia de A. L. DeVries, Universidade da Califórnia, San Diego.)

dos, começariam a congelar a $-0,6^{\circ}\text{C}$, foram super-resfriados até -8°C , sem que congelassem (Lowe e cols., 1971). Isso pode significar a diferença entre a vida e a morte para um animal que fica inesperadamente exposto a uma noite muito fria, antes de encontrar um esconderijo para proteção contra os rigores do inverno.

Um componente particularmente efetivo na redução do ponto de congelamento e também do de super-resfriamento é o glicerol. O glicerol frequentemente ocorre em alta concentração em insetos hibernantes e é muito eficaz no aumento da tolerância ao frio. Um caso extremo é o cinípídeo do salgueiro (*Rhabdophaga strobiloides*), que sobrevive no inverno do Alasca super-resfriando-se ao extremo, abaixo de temperaturas de cerca de -60°C , tão frio quanto as temperaturas mais baixas a que seria exposto (Miller, 1982). O cinípídeo do salgueiro imaturo hibernante, um díptero, contém 50% de glicerol e desse modo evita o congelamento.

O glicerol será abordado novamente mais adiante, pois não apenas diminui os pontos de congelamento e super-resfriamento, mas também melhora a tolerância ao congelamento em animais que toleram a formação de gelo.

Anticongelamento em peixes

Os peixes teleósteos têm uma concentração osmótica nos seus fluidos corpóreos de 300 a 400 mOsm, que corresponde a um ponto de congelamento de cerca de $-0,6$ a $-0,8^{\circ}\text{C}$. Os peixes que vivem em regiões polares nadam em água que está normalmente em torno de $-1,8^{\circ}\text{C}$. Essa é a temperatura na qual a água do mar congela e, em

áreas onde é formado gelo, a água do mar permanece a essa temperatura em toda sua extensão.*

Por que os peixes que nadam em água a $-1,8^{\circ}\text{C}$ não morrem? Eles não podem continuar super-resfriados no sentido usual, pois encontram continuamente cristais de gelo na água que serviriam como núcleos para formação de gelo. Entretanto, não são tolerantes ao congelamento, pois qualquer formação de gelo acarreta a destruição das áreas congeladas e, se o congelamento estender-se aos órgãos vitais, os peixes morrerão rapidamente.

A explicação para essa situação anômala é que o sangue e fluidos teciduais dos peixes contêm componentes anticongelativos que reduzem o ponto de congelamento, sem afetar o ponto de fusão, fato esse que requer uma explicação mais pormenorizada.

Para a determinação do ponto de congelamento, uma minúscula amostra de plasma sangüíneo ou de fluido tecidual é vedada no interior de um capilar de vidro, que é colocado em um banho refrigerado contendo álcool, onde pode ser observado por meio de um microscópio. Para evitar o super-resfriamento da amostra, um minúsculo cristal de gelo é produzido dentro do capilar por congelamento localizado, com uma substância res-

* O conteúdo de sal da água do mar corresponde a uma concentração de cerca de 1,0 osmol por litro. A diminuição molar do ponto de congelamento para a água é de $1,86^{\circ}\text{C}$ e, portanto, a água do mar não congela até que sua temperatura atinja esse nível. Quando o gelo começa a ser formado, flutua na superfície, tanto na água doce quanto na salgada. A água doce tem um ponto de maior densidade a $+4^{\circ}\text{C}$ e, quando gelo é formado na superfície, a água do fundo em um lago pode ainda estar a $+4^{\circ}\text{C}$. Entretanto, a água do mar não apresenta essa peculiaridade; a temperatura dos mares polares, quando há gelo na superfície, é de cerca de $-1,8^{\circ}\text{C}$, em toda sua extensão.

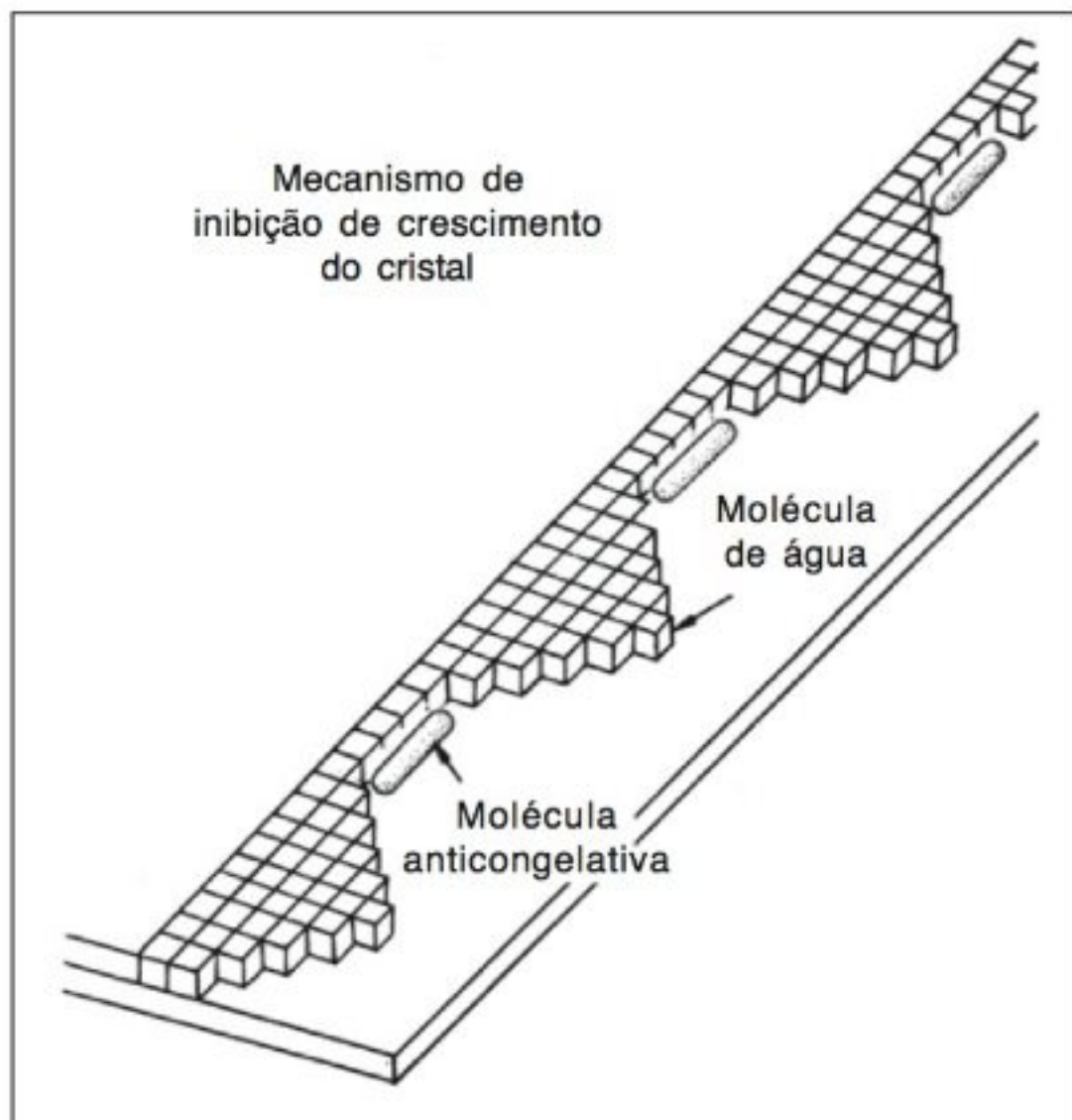


Fig. 6.7 Um diagrama de como a substância anticongelativa age para impedir o crescimento dos cristais de gelo. As moléculas anticongelativas são absorvidas pelo cristal e forçam as moléculas de água, representadas por cubos, a ligarem-se à matriz do cristal entre as moléculas absorvidas, resultando no crescimento do cristal em regiões que possuem um grande raio de curvatura, de maneira que uma temperatura inferior é necessária para o crescimento (DeVries, 1982).

friadora. A temperatura do banho é, então, elevada muito lentamente até que o cristal comece a desaparecer. A temperatura do banho no momento em que o cristal desaparece é o ponto de fusão da amostra.

Um novo minúsculo cristal de gelo é então produzido na amostra pelo resfriamento local e a temperatura do banho é lentamente reduzida até que o cristal comece a aumentar de tamanho. Essa temperatura é considerada como o ponto de congelamento. Em uma solução fisiológica, o ponto de congelamento é praticamente idêntico ao de fusão. Entretanto, o ponto de congelamento dos fluidos corpóreos dos peixes polares é um ou dois graus abaixo do ponto de fusão, e isso explica o porquê do não congelamento em águas frias. A diferença entre os pontos de congelamento e fusão é conhecida como *histerese térmica*.

A substância responsável pela redução no ponto de congelamento tornou-se conhecida como uma substância “anticongelativa”. Ela foi originariamente identi-

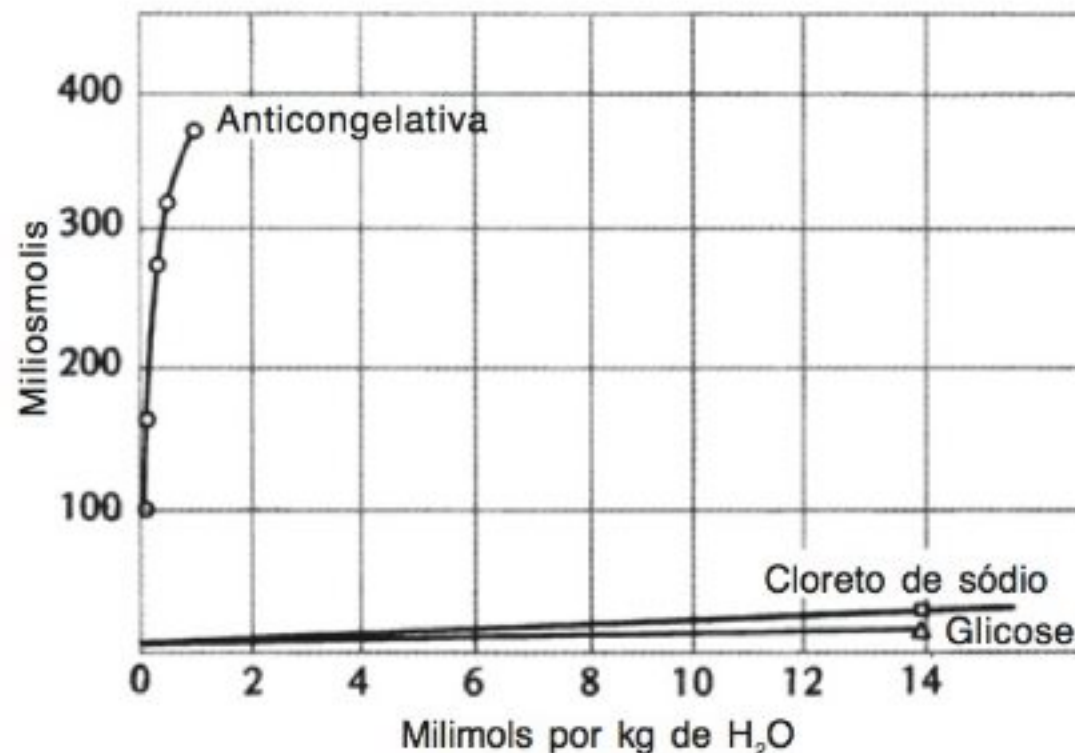


Fig. 6.8 A substância anticongelativa do peixe antártico *Trematomus* é extremamente efetiva no impedimento da formação de gelo em uma solução aquosa. Em termos molares, é várias centenas de vezes mais efetiva, como esperado. A abscissa determina a concentração molar da substância e a ordenada, a concentração osmolal aparente, determinada pela redução do ponto de congelamento (DeVries, 1970).

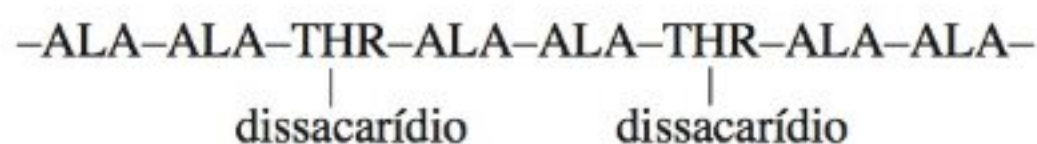
ficada e sua composição elucidada no sangue de um peixe antártico, *Trematomus* (DeVries, 1970). É uma glicoproteína que atua impedindo a adição de moléculas de água à matriz de cristais de gelo e, portanto, o seu desenvolvimento.

A forma como o anticongelativo atua é sugerida na figura 6.7; o anticongelativo impede a adição de moléculas de água ao cristal, pois se liga à superfície do mesmo e assim bloqueia o seu subsequente crescimento (DeVries, 1982).

A efetividade do anticongelativo é demonstrada na figura 6.8, que fornece a redução do ponto de congelamento causada por concentrações variadas de glicose, cloreto de sódio e anticongelativo. Para a glicose e o cloreto de sódio, a redução do ponto de congelamento aumenta linearmente com a concentração, porém, o cloreto de sódio, por sua dissociação em íons cloro e sódio, apresenta uma redução duas vezes maior no ponto de congelamento que a glicose. Por outro lado, a substância anticongelativa impede a formação de gelo na água com uma efetividade centenas de vezes maior que outros solutos.

O anticongelativo isolado do peixe antártico é formado por longas cadeias de aminoácidos, cuja estrutura principal consiste de duas moléculas do aminoácido

alanina que alternam com uma molécula do aminoácido treonina e com um dissacarídeo derivado da galactose ligado a cada unidade de treonina, da seguinte maneira:



O peso molecular das glicoproteínas varia de 2.600 a 32.000 e elas ocorrem em vários grupos distintos. Na mistura dos vários grupos, as atividades são aditivas. Há pequenas variações na composição dos aminoácidos, porém, a característica comum a todos é que o dissacarídeo está ligado a cada resíduo treonil.

Outras substâncias anticongelativas foram identificadas no peixe antártico, mas as substâncias do linguado de inverno (*Pseudopleuronectes americanus*) e do sculpin do Alasca (*Myoxocephalus verrucosus*) são polipeptídeos que não contêm carboidratos e possuem 60% de resíduos de alanina (DeVries, 1984). Entretanto, glicoproteínas semelhantes àquelas do peixe antártico foram observadas em vários peixes da família do bacalhau; elas contêm alanina, treonina e galactosamina, similar ao anticongelativo dos peixes antárticos (Fletcher e cols., 1982).

Ao todo, foram identificados anticongelativos em peixes que pertencem a pelo menos 11 diferentes famílias com relações filogenéticas distantes. As estruturas das glicoproteínas e dos polipeptídeos desprovidos de carboidratos são tão diferentes que podemos seguramente admitir que a capacidade para a produção de substâncias anticongelativas evoluiu de forma independente nas diferentes famílias de peixes.

Animais tolerantes ao congelamento

Invertebrados marinhos totalmente aquáticos não apresentam problemas de congelamento. As suas concentrações osmóticas são iguais à do meio aquoso e, portanto, o ponto de congelamento é o mesmo. Até mesmo o contato com um cristal de gelo suspenso na água não causa a formação de gelo.

A situação é diferente para os animais invertebrados que vivem na área do estirâncio. Na maré alta, quando estão cobertos pela água, estão protegidos contra o congelamento, porém, na maré baixa, ficam expostos ao ar, que no inverno está bem abaixo do ponto de conge-

lamento. No inverno, eles precisam suportar a alternância regular entre congelamento e descongelamento duas vezes por dia. Quando estão ao ar livre, a água corpórea rapidamente congela e, quando a água sobe novamente, ela descongela.

Um animal da zona do estirâncio pode ficar exposto a temperaturas do ar de até -30°C por 6 horas ou mais e, à medida que sua temperatura interna rapidamente se aproxima da do ar, sua água corpórea congela. A -30°C mais de 90% da água corpórea fica congelada e, portanto, o fluido restante contém solutos em concentrações extremamente altas. Isso significa que as células, além de perder água na formação dos cristais de gelo, precisam suportar um aumento excepcional da concentração osmótica.

O exame de animais da zona do estirâncio revela que eles realmente congelam, em vez de ficarem resfriados, e que o gelo causa uma deformação significativa nos músculos e nos órgãos internos. Os cristais de gelo estão localizados externamente às células, as quais ficam murchas e possivelmente não apresentam formação interna de gelo. Após alguns segundos de descongelamento, os tecidos novamente adquirem uma aparência normal e o organismo funciona normalmente.

É evidente que os animais da zona do estirâncio são tolerantes ao congelamento, já que sobrevivem à extensa formação de gelo no interior de seus corpos. Muitos outros animais conseguem também sobreviver apesar da extensa formação de gelo. As larvas do maruim (*Chironomus*) do Alasca podem ser congeladas e descongeladas repetidas vezes, sem sofrer danos.

Pode parecer difícil decidir se esses animais minúsculos são super-resfriados ou congelados; entretanto, a quantidade de água congelada pode ser determinada com precisão, sem ser danosa ao animal, por um método criativo que se beneficia da alteração volumétrica que ocorre durante o congelamento.* Pela determinação da densidade da larva congelada, foi demonstrado que 70% da água corpórea congelavam a -5°C , e que 90%, a -15°C . Como essas determinações não são prejudiciais às larvas, o mesmo espécime, no qual era conhecida a extensão da formação de gelo, poderia ser descongelado e sua sobrevivência testada (Scholander e col., 1953).

* A densidade da água a 0°C é 1.000 e a densidade do gelo é 0,917.

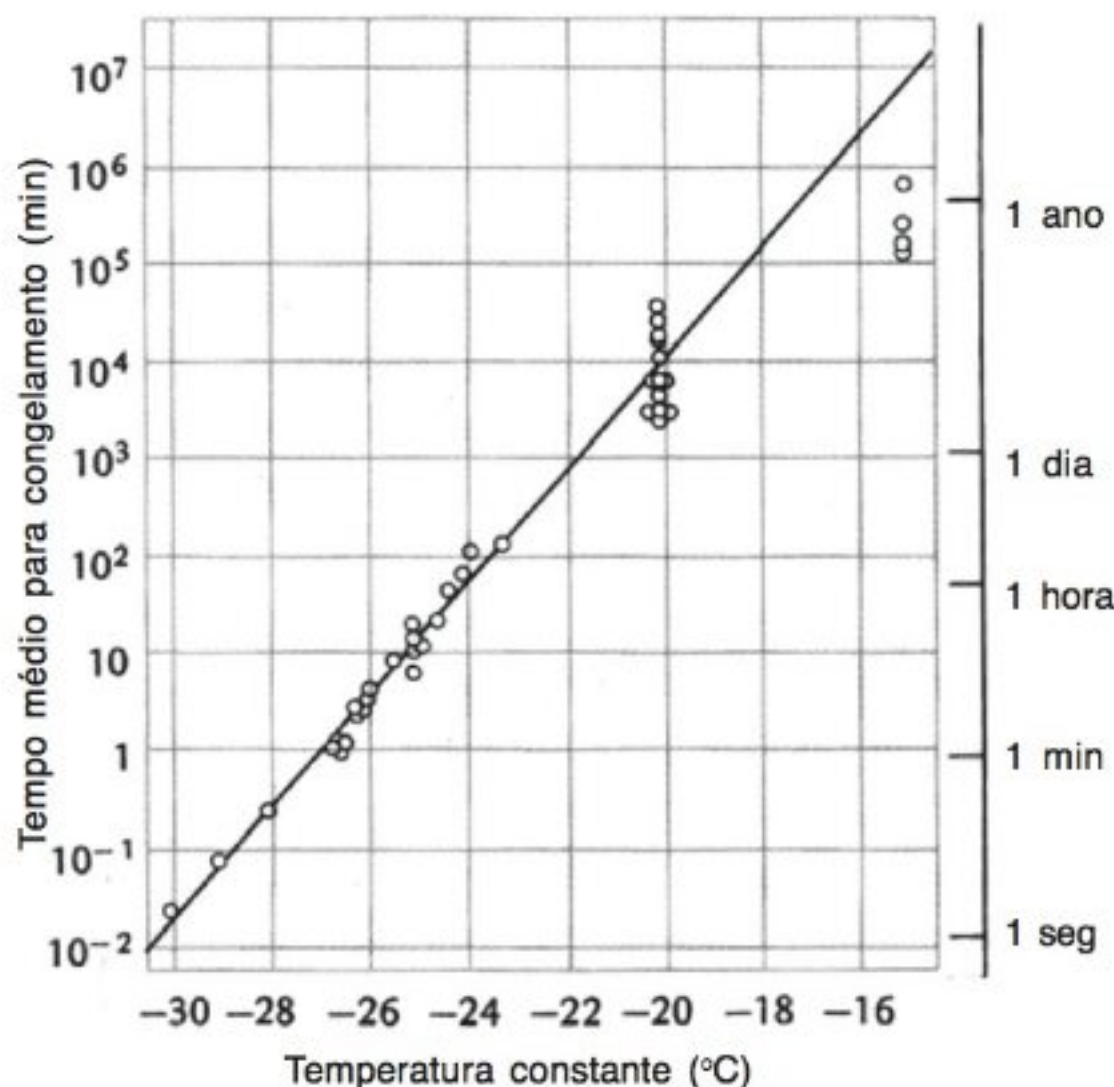


Fig. 6.9 A relação entre a temperatura de manutenção e o tempo médio de congelamento de larvas da vespa do caule do trigo. Cada ponto representa o tempo necessário para o congelamento de 50% de um grupo de larvas (Salt, 1966).

Além do grau de resfriamento, a duração da exposição a uma certa temperatura baixa determina a ocorrência do congelamento. A probabilidade de formação de gelo em um fluido super-resfriado é aumentada com o tempo. Essa dependência temporal é apresentada na figura 6.9 para as larvas em hibernação de uma vespa que se alimenta de plantas (*Cephus cinctus*). Quando essas larvas são mantidas a temperaturas constantes abaixo de zero, não ocorre congelamento a temperaturas acima de -15°C . À medida que a temperatura é reduzida ainda mais, o congelamento ocorre progressivamente mais rápido, de modo que, a -30°C , o congelamento ocorre em torno de 1,2 segundos, enquanto a -17°C demora mais de um ano para que 50% das larvas em uma grande amostra congelem (Salt, 1966).

Esses e muitos outros insetos contêm uma alta concentração de glicerol em seus líquidos corpóreos. Há muito se sabe que o glicerol protege as hemácias e espermatozoides de mamíferos contra danos causados pelo congelamento. O glicerol é amplamente usado para esse fim; amostras de esperma humano ou de touro podem ser congeladas, permanecendo viáveis por vários anos se for adicionado glicerol a uma concentração apro-

priada, antes do congelamento. Sem esse tratamento, o congelamento é letal para os espermatozoides.

Por causa da sua conhecida ação protetora, a ocorrência natural de altas concentrações de glicerol em insetos parece explicar a capacidade deles de sobreviverem em temperaturas muito baixas. O glicerol poderia afetar a resistência dos insetos ao frio de duas formas: (1) pela redução do ponto de super-resfriamento, aumentando desse modo a probabilidade de que um inseto impeça completamente a formação de gelo e (2) por sua ação protetora contra os danos causados pelo congelamento, uma vez ocorrida a formação de gelo. Parece que ambos os efeitos são relevantes e que todos esses insetos que toleram a formação de gelo contêm altas concentrações de glicerol e outros álcoois polihídricos, como o sorbitol.

Em muitos insetos, a concentração dessas substâncias aumenta antes do inverno em resposta à exposição a temperaturas em declínio. O cinípídeo da vara-de-ouro (*Eurosta solidaginis*) possui normalmente uma alta concentração de glicerol e, quando os insetos são expostos a temperaturas baixas, o sorbitol é sintetizado às custas do glicogênio armazenado, em adição à ação protetora do glicerol (Fig. 6.10).

Na vespa parasitária *Bracon cephi*, a concentração de glicerol pode atingir 30% no inverno, diminuindo novamente na primavera. Essa grande quantidade de glicerol reduz o ponto de congelamento do sangue a $-17,5^{\circ}\text{C}$, com o ponto de super-resfriamento reduzido ainda mais, de forma que as larvas do *Bracon* possam ser super-resfriadas, sem ocorrer a formação de gelo até -47°C .

Entretanto, o glicerol não é sempre uma proteção contra danos causados pelo frio e congelamento. De 11 espécies de insetos coletadas na província de Alberta, Canadá, 8 espécies, a maioria das quais continha mais de 15% de glicerol, morreu devido ao congelamento. É claro que o glicerol poderia ser útil a esses animais, reduzindo o ponto de congelamento e permitindo um super-resfriamento substancial, porém, poderia não protegê-los contra danos depois de ocorrida a formação de gelo (Sømme, 1964).

Agentes nucleadores de gelo

Embora o super-resfriamento possa proteger um organismo da formação de gelo, essa não é uma vantagem se o congelamento eventualmente ocorrer. Quando

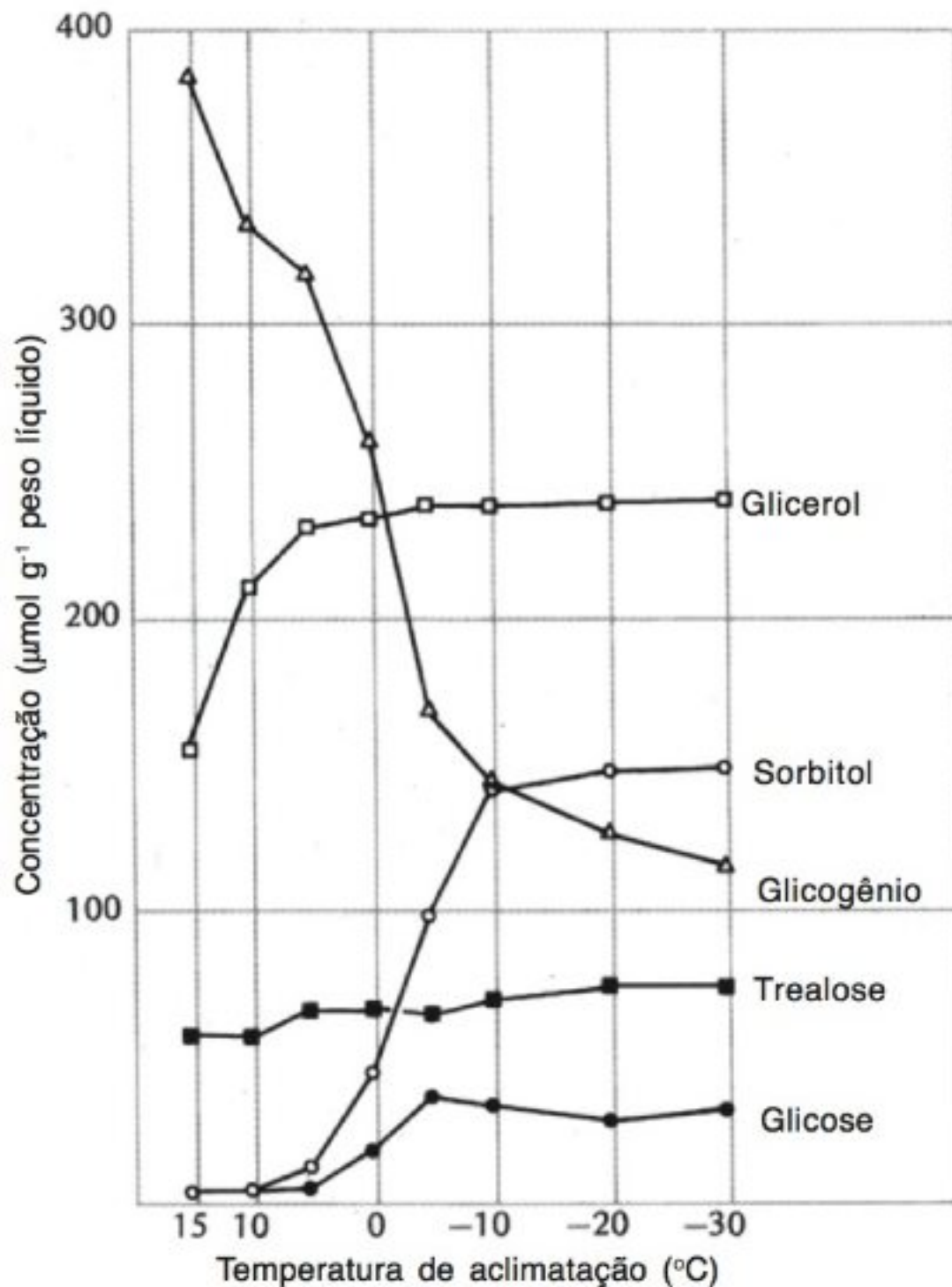


Fig. 6-10 Quando as larvas do cinípídeo *Eurosta solidaginis* são aclimatadas a temperaturas baixas, o conteúdo de glicogênio diminui, assim como as concentrações de sorbitol; e, em menor grau, aumenta a concentração de glicérol. O glicogênio encontra-se expresso como unidades de glicose, após a hidrólise enzimática (Storey e col., 1981).

o gelo começa a se formar em um animal super-resfriado, os cristais de gelo aumentam muito rapidamente e causam danos profundos. Quando tais cristais de gelo perfuram membranas celulares e destroem estruturas subcelulares, o resultado geralmente é letal.

A tolerância natural ao congelamento compreende mecanismos que restringem a formação de gelo no fluido extracelular. Quando o gelo começa a ser formado no compartimento extracelular, a fração ainda descongelada do fluido extracelular torna-se osmoticamente mais concentrada e retira água das células, deixando o fluido intracelular mais concentrado, de modo que o mesmo permanece descongelado.

O super-resfriamento e subseqüentes danos causados pelo congelamento podem ser evitados pela presença de *agentes nucleadores*, que realmente auxiliam na

formação de gelo. Entre um grande número de besouros, todas as espécies tolerantes ao congelamento apresentaram agentes nucleadores na hemolinfa, e esses não foram observados em besouros não tolerantes ao congelamento (Zachariassen, 1980). Agentes nucleadores foram verificados em um grande número de insetos tolerantes ao congelamento.

Um agente nucleador purificado da hemolinfa do vespão gimnocéfalo, *Vespula maculata*, foi identificado como sendo uma proteína com um peso molecular de 74.000. Essa proteína é altamente hidrofílica, com ácido glutâmico e/ou glutamina perfazendo mais de 20% dos resíduos de aminoácidos, uma fração surpreendentemente alta. É provável que o acentuado caráter hidrofílico da proteína seja essencial para sua função nucleadora (Duman e col., 1984).

Existe alguma vantagem observável em um destes dois métodos de sobrevivência em temperaturas muito baixas? Os agentes nucleadores e a tolerância ao congelamento são melhores ou piores do que o super-resfriamento, já que ambos os métodos levam à sobrevivência?

O inseto tolerante ao congelamento parece apresentar uma clara vantagem no tocante ao seu equilíbrio hídrico. O efeito do congelamento, comparado ao super-resfriamento, foi estudado nas larvas de um besouro tolerante ao congelamento e nos adultos de outras espécies também tolerantes. Dentro de cada uma das espécies, um grupo foi super-resfriado, enquanto outro grupo foi congelado, e todos os grupos foram mantidos a -5°C . A pressão de vapor da hemolinfa dos insetos congelados era inferior a dos super-resfriados; da mesma forma, houve uma taxa significativamente inferior de perda de água dos insetos congelados, comparados com os insetos super-resfriados da mesma espécie. Esta diferença conferiu ao inseto tolerante ao congelamento uma clara vantagem no que diz respeito ao equilíbrio hídrico (Lundheim e Zachariassen, 1993).

Vertebrados tolerantes ao congelamento

Embora uma tolerância natural ao congelamento e à formação de gelo sejam fundamentais para a sobrevivência de muitos insetos no inverno, somente alguns vertebrados suportam a formação pronunciada de gelo. Os peixes parecem incapazes de suportá-la e a maior parte dos vertebrados superiores não toleram o congelamento sob condições naturais.

Exceções são encontradas entre alguns anfíbios que enfrentam o inverno no solo. A raineta, *Hyla versicolor*, consegue tolerar a formação de gelo e no inverno apresenta 3% de glicerol em seus fluidos corpóreos, mas, por outro lado, em rãs que não toleram o congelamento, tais como a rã leopardo comum, *Rana pipiens*, o glicerol encontra-se ausente. Essa rã suporta o inverno em um habitat aquático, ao passo que a raineta, suporta o inverno no solo, onde as temperaturas rapidamente declinam abaixo de zero. Outras rãs tolerantes ao congelamento, como a rã madeira, *Rana sylvatica*, rapidamente elevam seus níveis glicêmicos como resposta ao início da formação de gelo, e isso parece aumentar a tolerância das mesmas ao congelamento (Storey e Storey, 1985).

Algumas tartarugas podem ser tolerantes ao congelamento; a ninhada da tartaruga pintada, *Chrysemys picta*, permanece no ninho onde eclodiu e, quando a temperatura cai no inverno, pode sobreviver com mais de 50% da água extracelular congelada (Storey, 1990). Todavia, a tolerância ao congelamento não é conhecida entre aves e mamíferos.

ADAPTAÇÃO À TEMPERATURA

Os limites de tolerância à temperatura para um dado animal não são fixos; a exposição a uma temperatura próxima da letal freqüentemente acarreta um certo grau de adaptação, de modo que uma temperatura anteriormente letal seja tolerada.

Com freqüência, o intervalo de tolerância térmica é diferente para a mesma espécie no verão e no inverno. Um animal invernal geralmente tolera e permanece até mesmo ativo a temperaturas tão baixas que seriam letais para um animal estival; inversamente, o animal invernal é menos tolerante que um animal estival a temperaturas elevadas. Essas modificações na tolerância à temperatura com as mudanças climáticas são chamadas de *aclimatização*.

Efeitos semelhantes podem ser simulados em experimentos de laboratório, mantendo-se animais por algum tempo a determinadas temperaturas. Para distinguir a adaptação ou ajustes, que ocorrem em experimentos de laboratório da aclimatização natural, a resposta às condições experimentais é geralmente designada pelo termo *aclimação*.

A aclimatização e a aclimação podem ocorrer em

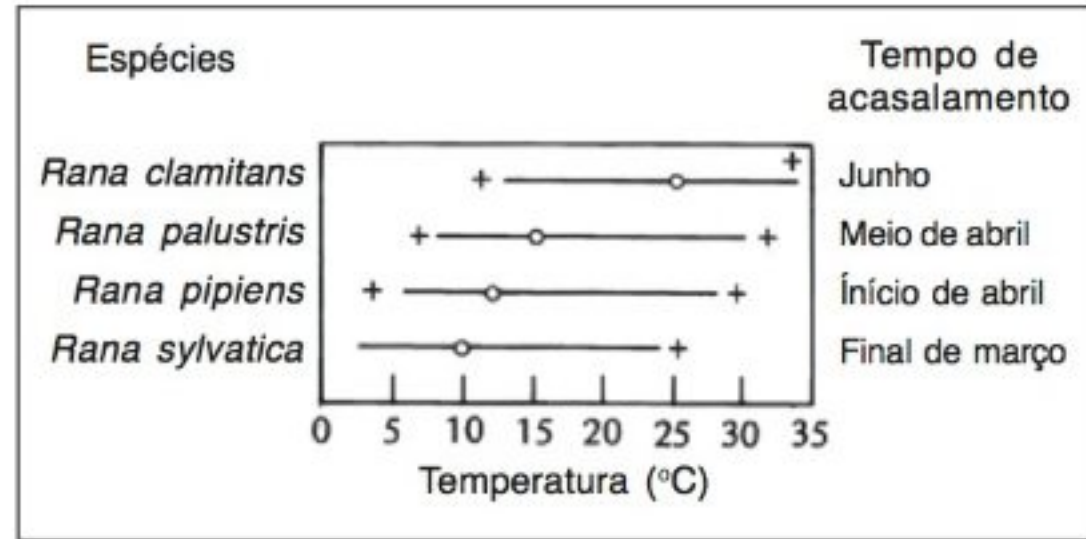


Fig. 6.11 A relação entre tolerância à temperatura e período reprodutivo em quatro espécies de rãs norte-americanas. As linhas horizontais representam o intervalo de temperatura para o desenvolvimento normal, com a temperatura média da água no momento da postura dos ovos indicada por um círculo. As cruzes indicam as temperaturas letais (Moore, 1939).

resposta a muitos fatores ambientais, como temperatura, tensão de oxigênio, natureza dos alimentos e umidade. A preocupação aqui será principalmente com respeito a respostas à temperatura, um tópico sobre o qual foram obtidas mais informações que sobre as respostas aos outros fatores ambientais.

Diferenças geográficas e ajustes sazonais

Sabe-se que muitos animais do Ártico vivem, respiram e movimentam-se a temperaturas próximas do congelamento e em um intervalo que inativaria completamente ou mataria animais tropicais similares. Os peixes e crustáceos do Ártico são ativos em água fria/gelada e morrem quando a temperatura excede 10 a 20°C. Formas tropicais comparáveis morrem abaixo de 15 a 20°C. Há, evidentemente, diferenças no intervalo de temperatura que pode ser tolerado por animais de regiões geográficas diferentes.

Animais estreitamente relacionados, como várias espécies de rãs do gênero *Rana*, têm uma distribuição geográfica que está intimamente relacionada com sua tolerância à temperatura. A figura 6.11 revela que, das quatro espécies de rãs norte-americanas, a espécie que apresenta limite geográfico mais setentrional é também a de maior tolerância ao frio.

A correlação entre distribuição e tolerância à temperatura estende-se para a temperatura da água no período reprodutivo, assim como para as temperaturas limitantes inferiores e superiores para o desenvolvimento embrionário. As rãs que se reproduzem a temperatu-

Tabela 6.3 Comparação da reprodução e desenvolvimento de quatro espécies da rã *Rana* (Moore, 1939).

	<i>R. sylvatica</i>	<i>R. pipiens</i>	<i>R. palustris</i>	<i>R. clamitans</i>
Ordem de reprodução	1	2	3	4
Temperatura da água no período reprodutivo (°C)	10	12	15	25
Registro mais setentrional (°N)	67	60	55	50
Temperatura embrionária limitante inferior (°C)	2,5	6	7	11
Temperatura embrionária limitante superior (°C)	24	28	30	35
Tempo entre os estágios 3 e 20 a 18,5°C (h)	87	116	126	138

ras ambientais relativamente baixas apresentam temperaturas baixas mínimas e máximas para a reprodução e para o desenvolvimento embrionário (Tab. 6.3).

A espécie de rã com distribuição geográfica mais ampla que as outras quatro é a *R. pipiens*; a população dessa espécie, proveniente da região setentrional, difere das populações meridionais, da mesma maneira que as espécies setentrionais diferem das meridionais. Nessas condições, *R. pipiens* divide-se em raças que apresentam diferenças fisiológicas nas suas respostas à temperatura, claramente relacionadas à ampla distribuição geográfica pouco comum dessas espécies (Moore, 1949).

Devemos agora examinar mais de perto algumas mudanças naturais, ou induzidas experimentalmente, na tolerância à temperatura. Em grande parte do globo, as flutuações sazonais de temperatura são consideráveis, e durante uma estação os animais suportam temperaturas extremas que em outras estações seriam fatais. Por exemplo, o bagre cabeça de touro (*Ictalurus [Ameiurus] nebulosus*) apresenta uma temperatura letal superior de aproximadamente 36°C no verão, porém, no inverno, esse peixe morrerá se a temperatura da água exceder 28°C (Fig. 6.12). Essas mudanças na temperatura ocorrem em resposta às modificações climáticas naturais entre o verão e o inverno e, portanto, proporcionam um exemplo de aclimatização natural.

A temperatura letal inferior também varia com as estações do ano. Como um exemplo, indivíduos estivais do besouro *Pterosticus brevicornis*, do Alasca, invariavelmente morrem se forem congelados (que ocorre a -6,6°C). Entretanto, no inverno, toleram temperaturas abaixo de -35°C, bem como o congelamento total (Miller, 1969).

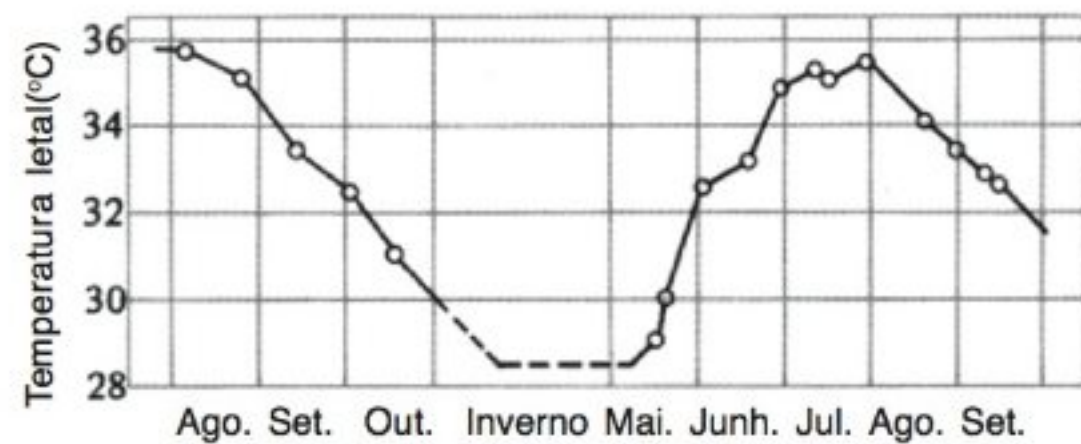


Fig. 6.12 O bagre cabeça de touro, *Ictalurus (Ameiurus) nebulosus*, apresenta temperatura letal superior que varia com as estações do ano. Cada ponto indica a temperatura que é letal para 50% dos peixes, após uma exposição de 12 horas (Fry, 1947).

Vimos agora que há diferenças filogenéticas entre os animais, que se refletem em suas distribuições geográficas, e que existem variações sazonais em suas tolerâncias térmicas (aclimatização), variações que podem ser reproduzidas no laboratório com exposição às condições térmicas apropriadas (aclimação), enquanto os limites filogenéticos permanecem inalterados.

Intervalo máximo de tolerância

Já que os limites de tolerância à temperatura são modificados pela história térmica pregressa de um animal, até que valor o limite pode ser dilatado pela aclimação lenta e gradual? Há um limite máximo que não pode ser ultrapassado? Para responder a essa questão, grupos de animais são mantidos a várias temperaturas constantes por períodos de tempo suficientes de modo a garantir que estejam completamente aclimatados a essas temperaturas. Eles podem ser, então, testados a

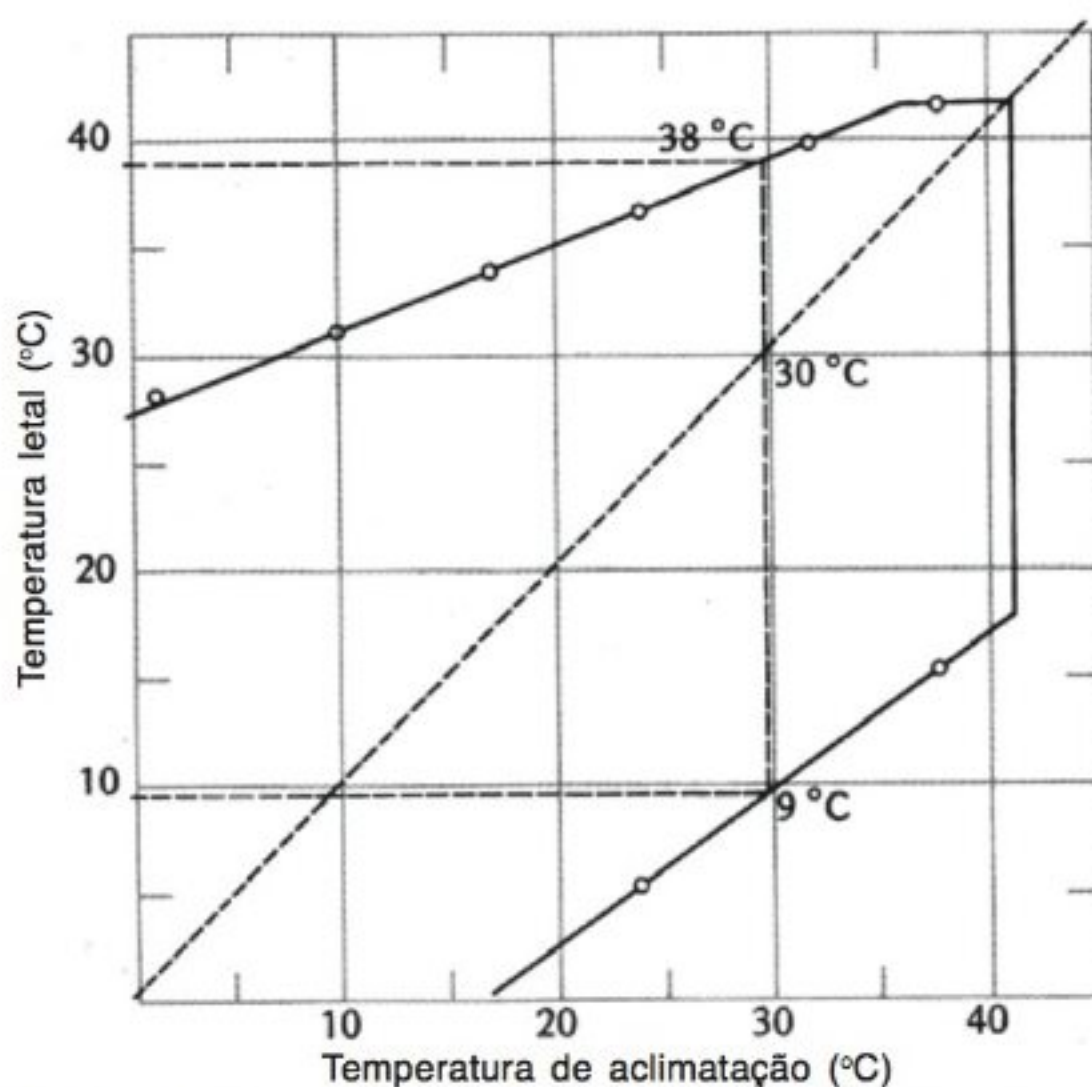


Fig. 6.13 O intervalo completo de tolerância térmica do peixinho dourado é apresentado pela reta contínua. Se o peixinho dourado for mantido em alguma das temperaturas sobre a reta diagonal pontilhada, até sua aclimação completa sua tolerância à temperatura elevada poderá ser lida sobre a reta contínua superior e sua tolerância ao frio, sobre a inferior. Por exemplo, um peixe mantido a 30°C apresenta um limite letal superior de 38°C e inferior de 9°C (Frye cols., 1942).

fim de se estabelecer os limites superior e inferior de tolerância térmica e, quando tais testes foram realizados para uma série de temperaturas diferentes, foi possível plotar os resultados em um único gráfico. A figura 6.13 representa o gráfico obtido para o peixinho dourado, demonstrando sua tolerância térmica total.

O peixinho dourado possui, excepcionalmente, uma ampla tolerância à temperatura e a área delimitada pelo gráfico de tolerância é, por esse motivo, grande. O gráfico de tolerância para um peixe com um intervalo mais estreito, como o salmão *Oncorhynchus keta*, abrange uma área muito menor.

De modo semelhante a outros salmonídeos, o salmão citado acima é um peixe típico de água fria e sua temperatura letal superior não pode ultrapassar 24°C. Isso é mostrado na figura 6.14, que exhibe o intervalo de tolerância térmica para esse salmão e para o bagre cabeça de touro marrom, *Ictalurus nebulosus*, um peixe com um amplo intervalo de tolerância, semelhante ao peixinho dourado.

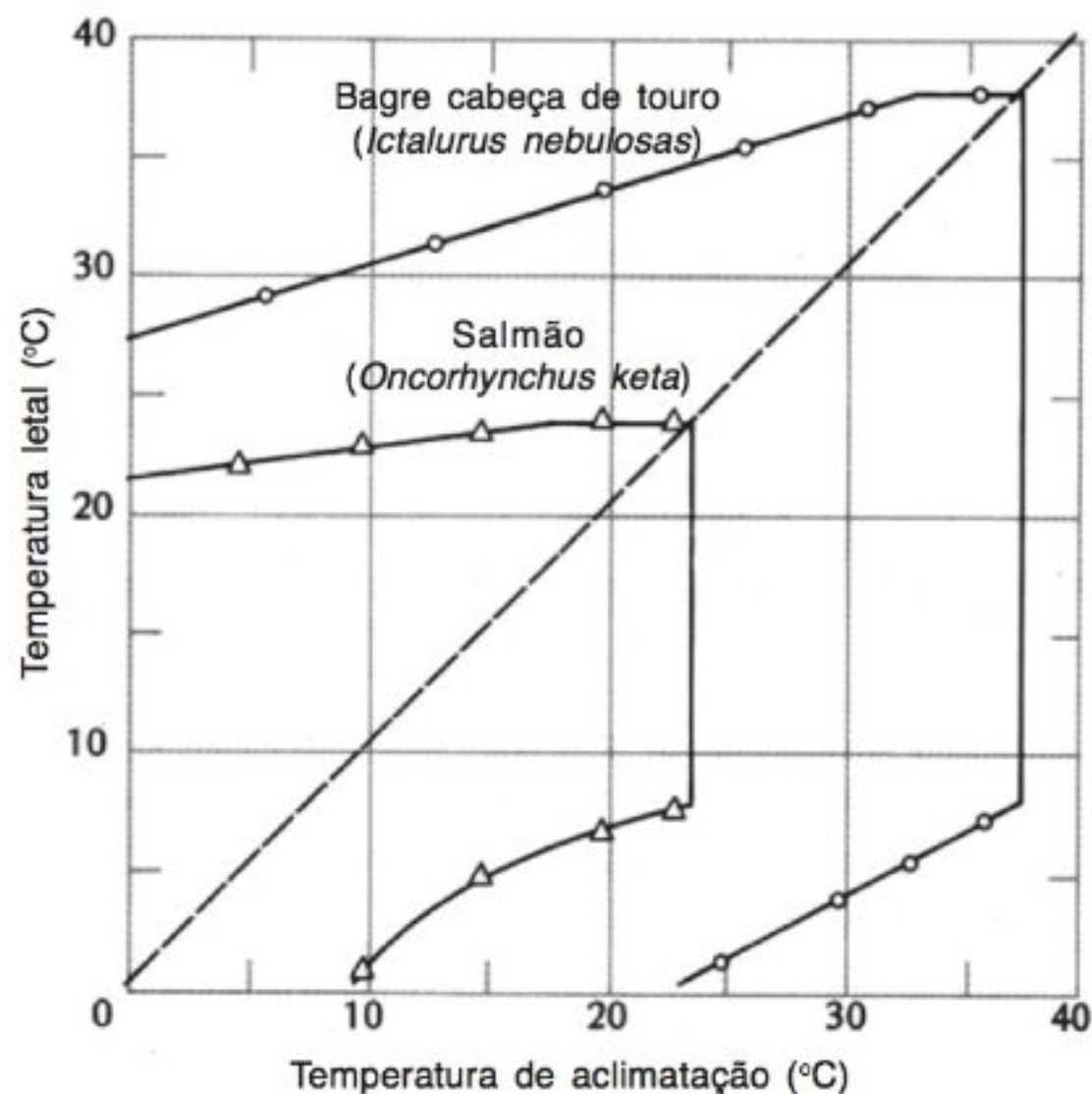


Fig. 6.14 A tolerância térmica máxima do salmão *Oncorhynchus keta*, um peixe de água fria, abrange um intervalo muito menor que o do bagre cabeça de touro, que apresenta uma ampla tolerância à temperatura, semelhante àquela do peixinho dourado (Fig. 6.13) (Brett, 1956).

A área total compreendida pelo gráfico de tolerância para o bagre cabeça de touro é mais de duas vezes maior que para o salmão. Para quantificar a área, podemos adotar como unidade de medida um pequeno quadrado que corresponde à divisão de um grau em cada coordenada. A área compreendida pelo gráfico do bagre cabeça de touro é de 1.162 quadrados, que corretamente têm dimensão de graus ao quadrado (°C)²; o gráfico para o salmão abrange 468 quadrados.

A maior parte dos outros peixes, cujas tolerâncias térmicas foram determinadas, inclui-se entre esses dois extremos. O bagre cabeça de touro e o salmão toleram temperaturas da água próximas do congelamento. Muitas espécies de águas quentes, todavia, apresentam curvas que não se estendem até 0°C; chegam apenas a temperaturas um pouco mais elevadas. Entretanto, a tolerância térmica total é conhecida somente para um pequeno número de peixes e parece provável que, de um modo geral, peixes de água doce possam ter uma maior tolerância que os marinhos.

Tabela 6.4 Tolerância térmica de vários peixes de águas doce e salgada, expressa em unidades de graus ao quadrado (ver texto para explicação). A lagosta americana está incluída para fins de comparação com os peixes.

Peixe	Tolerância térmica (°C) ²
Peixe dourado (<i>Carassius auratus</i>)	1.220 ^a
Bagre cabeça de touro (<i>Ictalurus nebulosus</i>)	1.162 ^a
Peixe verde (<i>Girella nigricans</i>)	800 ^b
Peixe-rei (<i>Menidia menidia</i>)	715 ^c
Linguado de inverno (<i>Pseudopleuronectes americanus</i>)	685 ^c
Truta pintada (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	625 ^d
Baiacu (<i>Spheroides maculatus</i>)	550 ^c
Salmão (<i>Oncorhynchus keta</i>)	468 ^a
Lagosta (<i>Homarus americanus</i>)	830 ^e

^aBrett (1956).

^bDoudoroff (citado em McLeese, 1956).

^cHoff e Westman (1966).

^dFry e cols. (1942).

^eMcLeese (1956).

A tolerância de peixes de água doce varia de 450 (°C)² para o salmão até 1.220 para o peixinho dourado. De três peixes de água doce examinados, o peixe-rei (*Menidia menidia*) apresenta o intervalo maior, 715 (°C)²; um *puffer* (baiacu, *Spheroides maculatus*) apresenta o menor, 550 (°C)²; e o linguado de inverno (*Pseudopleuronectes americanus*) apresenta um intervalo intermediário.

Para facilitar a comparação, esses dados aparecem combinados com informações sobre outros peixes na tabela 6.4. O maior intervalo térmico dos bagres cabeças de touro e peixinhos dourados é atribuído à melhor tolerância desses peixes a temperaturas elevadas da água, um fato obviamente relacionado aos seus habitats, que são as águas doces superficiais, nas quais as temperaturas podem se elevar mais rapidamente que em correntes frias, preferidas pelos salmões. A lagosta americana é acrescentada ao final da lista como representante de um invertebrado economicamente importante; se

a lagosta fosse um peixe, estaria próxima ao topo da lista.

Informações complementares sobre a tolerância térmica dos peixes são bastante necessárias, pois os limites para a adaptação térmica se tornarão progressivamente importantes em associação a problemas de poluição térmica proveniente da atividade industrial, principalmente de usinas produtoras de energia e de reatores atômicos.

Taxa de aclimação

O tempo necessário para os peixes aumentarem suas capacidades de suportar temperaturas elevadas é relativamente curto, demora menos de 24 horas para um bagre cabeça de touro se adaptar completamente ao ser transferido de 20 para 28°C (Fig. 6.15).

O processo de aclimação à temperatura depende de um suprimento adequado de oxigênio. Embora o bagre cabeça de touro seja tolerante a baixos níveis de oxigênio e sobreviva satisfatoriamente bem, o processo de aclimação térmica parece ser completamente bloqueado na ausência de oxigênio suficiente. De um modo geral, a aclimação ocorre mais rapidamente quanto mais elevadas forem as temperaturas. No entanto, não há uma compreensão clara dos mecanismos responsáveis para a modificação do limite letal, embora alterações nos sistemas metabólicos enzimáticos desempenhem um importante papel (Hochachka e Somero, 1973).

Se é dada a oportunidade aos bagres cabeças de touro de escolher a temperatura da água de sua preferência, apresentando-lhes um gradiente de temperatura, a temperatura da água escolhida depende de sua história térmica pregressa (Tab. 6.5). Indivíduos aclimatados a 7°C, escolhem, inicialmente, água a 16°C, porém, logo desviam sua preferência para cima; após 10 horas, preferem 25°C, e após 24 horas escolhem o mesmo intervalo de 29 a 30°C, que também é escolhido pelo peixe aclimatado a 32°C, após 24 horas.

Quando um peixe é transferido de uma temperatura superior para uma inferior, a perda de tolerância a temperaturas elevadas e o ganho de resistência a temperaturas baixas são mais lentos. Em um ciprinídeo (*Pimepites promelas*), a adaptação completa dura entre 10 e 20 dias, quando o peixe é transferido de 24 para 16°C (Brett, 1956).

Evidentemente, a tolerância térmica de um peixe

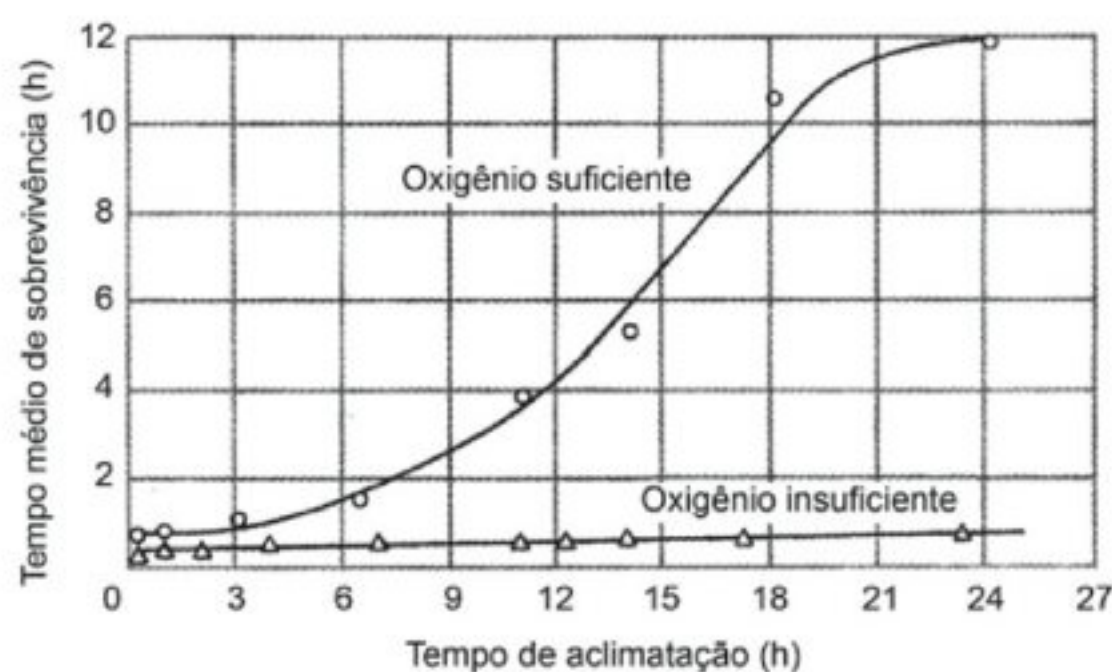


Fig. 6.15 A aclimação térmica do bagre cabeça de touro ocorre em torno de 24 horas, quando a água contém quantidade adequada de oxigênio, porém, prossegue muito lentamente a baixas concentrações de oxigênio (Fry, 1947).

depende de sua história térmica individual e que o oxigênio influencia a taxa na qual ocorre a adaptação ao novo regime de temperatura. Entretanto, outros fatores são importantes, como a idade e tamanho do peixe e a qualidade da água. De particular interesse é a descoberta de que o peixinho dourado, ainda que mantido em laboratório, em condições totalmente constantes de temperatura e dieta, exibe uma acentuada alteração sazonal na tolerância térmica, com uma maior resistência ao frio no inverno. Essa diferença foi atribuída ao fotoperíodo. Em geral, um fotoperíodo prolongado, como no verão, aumenta a resistência ao calor, e um fotoperíodo curto, como no inverno, causa um aumento na tolerância ao frio (Roberts, 1964).

Aclimação térmica e taxa metabólica

Até o momento, nós nos preocupamos com as temperaturas letais e a adaptação resultante da história térmica de um animal. Entretanto, a adaptação não está restrita a uma modificação nos limites letais de temperatura; há igualmente outros mecanismos compensatórios e esses normalmente tendem a contrapor-se aos efeitos agudos da modificação de temperatura. Qualquer um que já foi pescar no inverno, deve ter percebido que os peixes não são significativamente mais vagarosos e lerdos que no verão. Estudos de laboratório confirmam a impressão de que os peixes, dado o devido

Tabela 6.5 Bagres cabeças de touro marrons (*Ictalurus nebulosus*) aclimatados a diferentes temperaturas, entre 7 e 32°C, exibem, inicialmente, preferências térmicas diferentes, porém, em 24 horas, todos se aproximam da mesma preferência térmica final, em torno de 29°C (Crawshaw, 1975).

Temperatura de aclimação (°C)	Temperatura preferencial (°C)		
	Imediata	10h	24h
7	16	25	~29
15	21	25	~29
24	26	29	~29
32	31	30	~29

tempo, em grande parte conseguem compensar as mudanças de temperatura por alterações apropriadas na taxa metabólica. Isso é válido não somente para peixes, mas, da mesma forma, para muitos outros animais poiquilotérmicos.

Admitamos que um peixe, adaptado a uma temperatura de inverno de 5°C, possua um intervalo de tolerância à temperatura de 0 a 25°C, e que o Q_{10} nesse intervalo seja 2,0. A taxa metabólica desse peixe seguirá uma reta indicada pela letra *a* na figura 6.16. Suponha que o peixe seja aclimatado a uma temperatura de verão de 25°C e que seu limite letal superior seja estendido até 40°C. Se não ocorrer compensação metabólica, o peixe terá uma taxa metabólica que seguirá a reta tracejada *a*. Por outro lado, se o peixe compensar totalmente a mudança de temperatura, o peixe estival, após adaptação a 25°C, exibirá a taxa metabólica que previamente possuía a 5°C. Se o Q_{10} permanecer idêntico (2,0), o consumo de oxigênio do peixe seguirá a reta *b*. Nessas condições, o peixe terá compensado totalmente a mudança de temperatura e retornará a sua taxa metabólica prévia.

Além das duas possibilidades mencionadas acima, ou seja, ausência de compensação ou compensação total, há vários outros tipos ou padrões de adaptação a longo prazo. Os diversos padrões podem ser generalizados como indicado na figura 6.17.

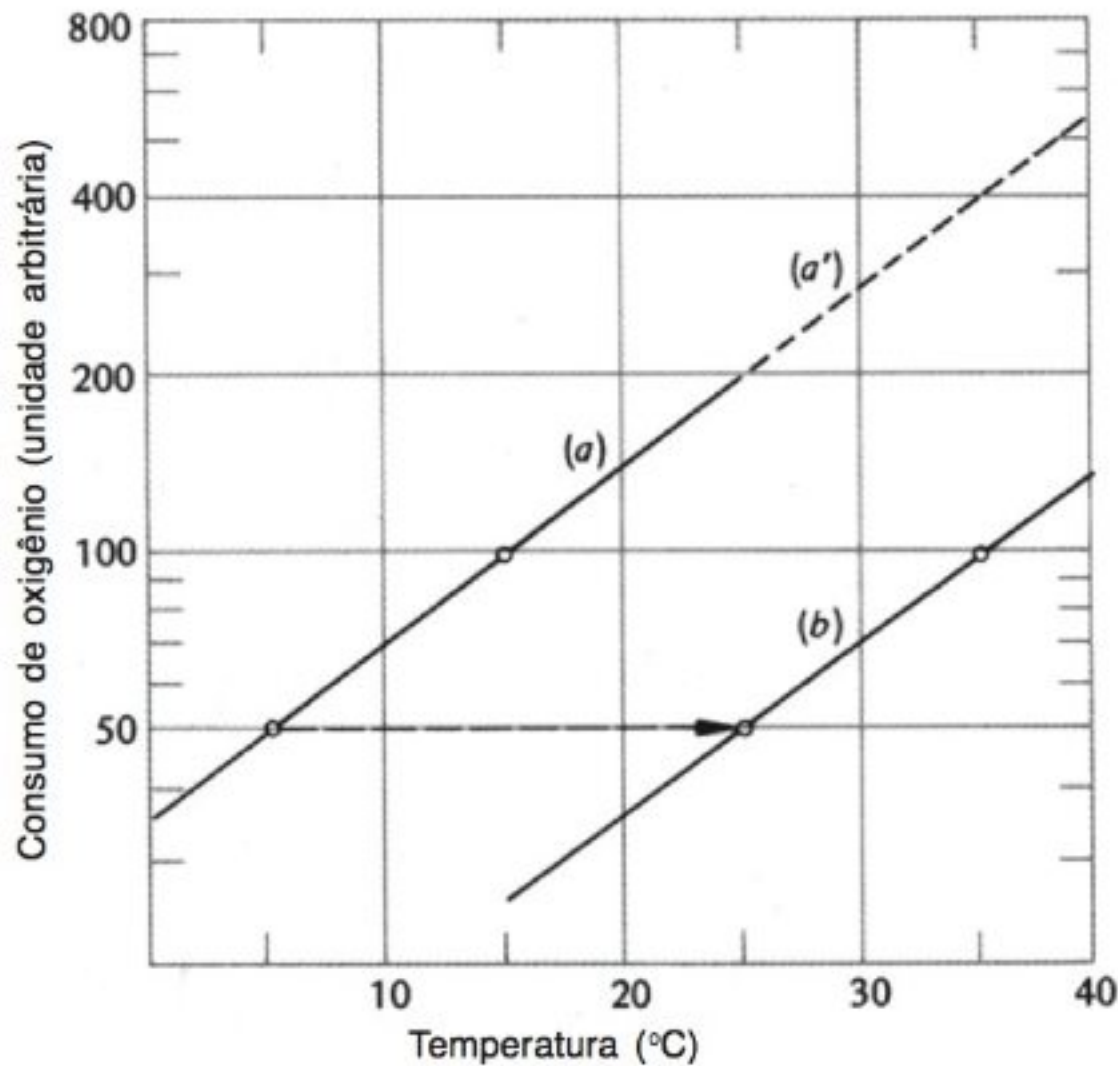


Fig. 6.16 Alteração hipotética na taxa metabólica (consumo de oxigênio, na ordenada logarítmica) em um peixe aclimatado em água a 5°C (a). Se o peixe compensar totalmente, a aclimação em água a 25°C fará com que sua taxa metabólica siga a reta b. Se não houver compensação, sua taxa metabólica seguirá a reta tracejada (a').

Se um animal não apresentar compensação e continuar a consumir oxigênio a uma mesma taxa, como o resultante de um efeito agudo de uma mudança de temperatura, sua taxa metabólica seguirá a reta a (a mesma que a' na figura 6.16). Por outro lado, a compensação total envolve um retorno ao consumo inicial de oxigênio, depois que o animal teve tempo para adaptar-se à nova temperatura e, portanto, o consumo de oxigênio seguirá a reta b, demonstrando compensação total. Qualquer resposta entre essas duas retas indica compensação parcial em relação à mudança de temperatura. Existe também a possibilidade de ocorrer uma supercompensação por parte do animal, como indicado pela reta 1.

Na realidade, os animais não seguem com frequência esses padrões idealizados; suas respostas são geralmente muito mais complexas. Como exemplo, podemos analisar as respostas de dois animais aquáticos, a truta e o lagostim europeu, em uma situação em que há redução de 10°C na temperatura, seguido por um acréscimo de 10°C, depois de ocorrida a compensação total (Fig. 6.18).

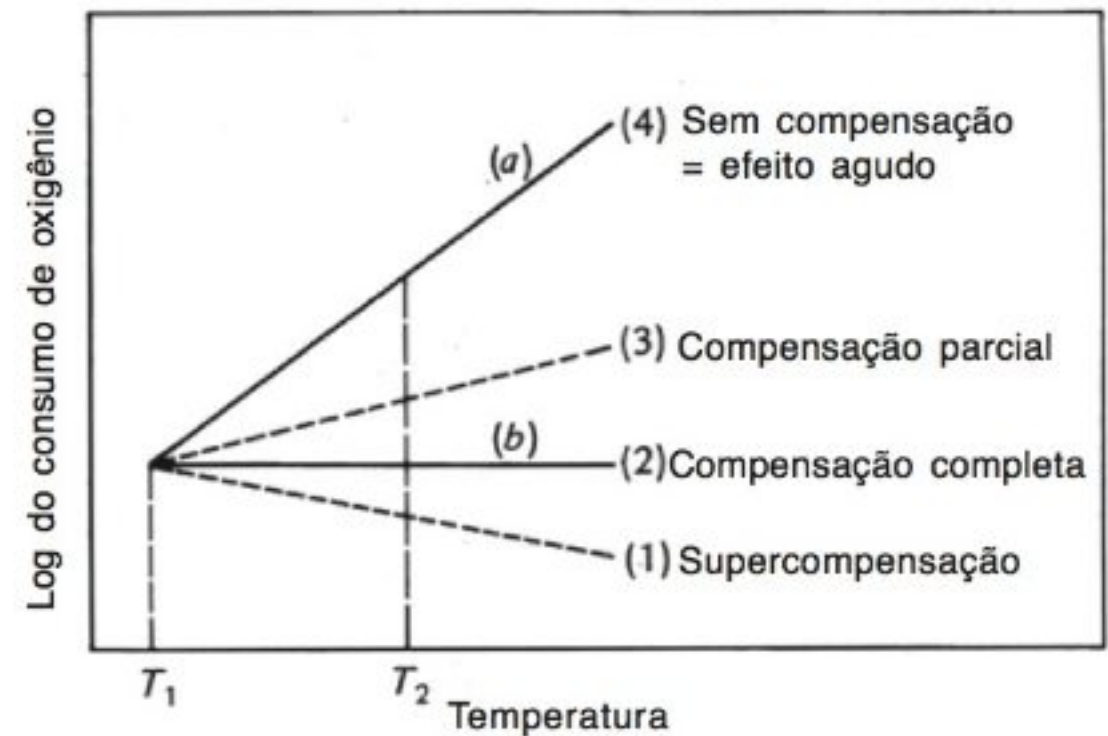


Fig. 6.17 A compensação para uma mudança de temperatura de T_1 a T_2 pode ocorrer de modos diversos, como indicado pelos vários gráficos. Para mais detalhes, ver o texto.

Um animal que apresenta pouca ou nenhuma compensação é a pulga da praia (*Talorchestia megalophthalma*) da região de Woods Hole, estado de Massachusetts. O consumo de oxigênio desse animal no inverno é idêntico ao do verão, quando medido à mesma temperatura. Por esse motivo, não há praticamente aclimação ou compensação à mudança sazonal na temperatura. Consequentemente, os animais invernais exibem um ritmo metabólico tão baixo que permanecem inativos e podem ser encontrados imóveis em pequenas tocas, hibernando embaixo da areia. Se forem perturbados durante o inverno, reagirão de forma muito lenta; porém, quando aquecidos, logo se tornam tão ativos quanto no verão (Edwards e Irving, 1943b).

Em contraste, um outro crustáceo do mesmo habitat, o caranguejo da areia (*Emerita talpoida*), compensa as temperaturas baixas do inverno com o aumento de sua taxa metabólica. A 3°C, os animais invernais consomem oxigênio a uma taxa quatro vezes maior que os animais estivais, à mesma temperatura. Esses animais conseguem permanecer ativos em clima frio, mas, por serem

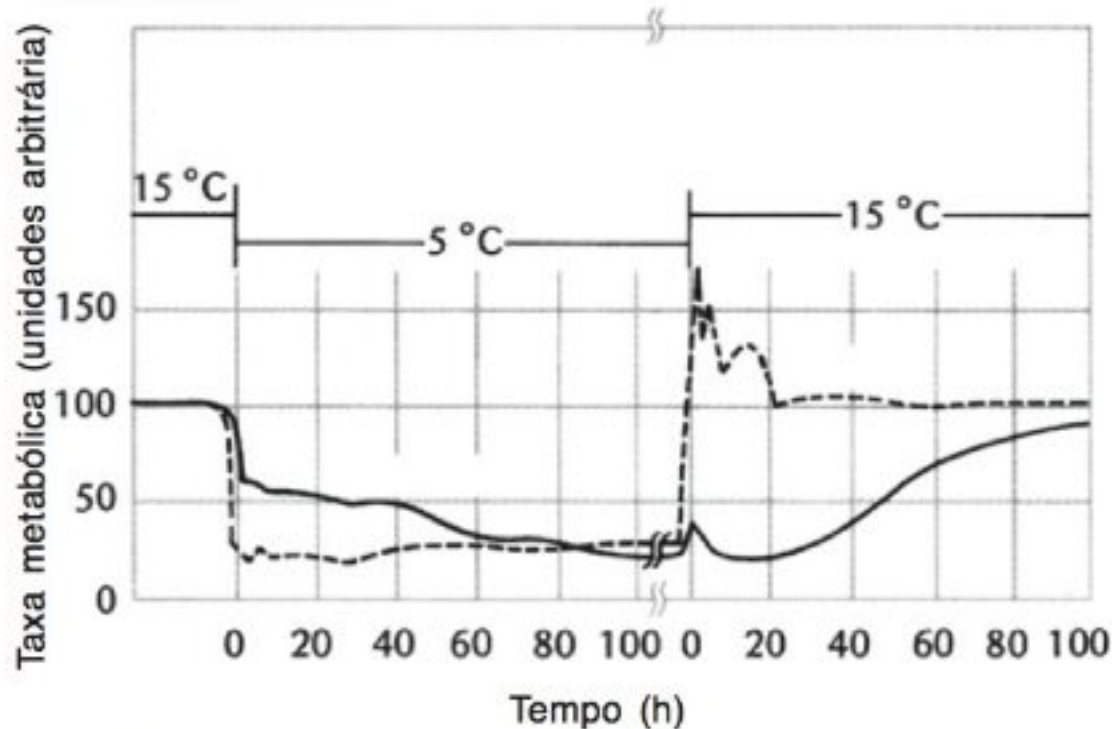


Fig. 6.18 Resposta metabólica à mudança de temperatura do lagostim e da truta. Inicialmente, os animais foram aclimatados a 15°C. Quando a temperatura da água foi reduzida em 10°C, a truta rapidamente atingiu um novo platô; o lagostim atingiu mais lentamente o platô. Quando a temperatura foi novamente elevada a 15°C, a truta sofreu uma supercompensação antes de retornar ao nível inicial; o lagostim somente respondeu de forma lenta à elevação da temperatura (Bullock, 1955).

as praias de Woods Hole mais inóspitas durante o inverno, os animais se transferem da zona do estirâncio para águas mais profundas (Edwards e Irving, 1943a). Assim, o caranguejo da areia adapta-se às mudanças sazonais na temperatura, de forma a permanecer ativo em temperaturas baixas do inverno, ao invés de ficar inativo e hibernar. Sua temperatura letal também se altera com as estações do ano; temperaturas acima de 27°C são letais no inverno e os animais estivais morrem quando expostos a temperaturas acima de 37°C.

Discutimos uma variedade de importantes efeitos fisiológicos da temperatura, não somente os efeitos letais de temperaturas muito elevadas ou muito baixas, mas também o modo como os organismos reagem e adaptam-se dentro dos limites que lhes são normais. A seguir, será abordada a forma como os animais tornam-se independentes das variações térmicas e da imprevisibilidade do meio ambiente.

REFERÊNCIAS

- Adams, M. W. W. (1993) Enzymes and proteins from organisms that grow near and above 100 °C. *Ann. Rev. Microbiol.* 47:627–658.
- Brett, J. R. (1956) Some principles in the thermal requirements of fishes. *Q. Rev. Biol.* 31:75–87.
- Brown, J. H., and Feldmeth, C. R. (1971) Evolution in constant and fluctuating environments: Thermal tolerances of desert pupfish (*Cyprinodon*). *Evolution* 25:390–398.
- Bullock, T. H. (1955) Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.* 30:311–342.
- Carlisle, D. B. (1968). *Triops* (Entomostraca) eggs killed only by boiling. *Science* 161:79–280.
- Crawshaw, L. I. (1975) Attainment of the final thermal preferendum in brown bullheads, acclimated to different temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 52A:171–173.
- DeVries, A. L. (1970) Freezing resistance in antarctic fishes. In *Antarctic Ecology*, vol. 1 (M. Holdgate, ed.), pp. 320–328. New York: Academic Press.
- DeVries, A. L. (1982) Biological antifreeze agents in coldwater fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* 73A:627–640.
- DeVries, A. L. (1984) Role of glycopeptides and peptides in inhibition of crystallization of water in polar fishes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B304*:575–588.
- Duman, J. G., Morris, J. P., and Castellino, F. J. (1984) Purification and composition of an ice nucleating protein from queens of the hornet, *Vespula maculata*. *J. Comp. Physiol. B.* 154:79–83.
- Edwards, G. A., and Irving, L. (1943a) The influence of temperature and season upon the oxygen consumption of the sand crab, *Emerita talpoida* Say. *J. Cell. Comp. Physiol.* 21:169–182.
- Edwards, G. A., and Irving, L. (1943b) The influence of season and temperature upon the oxygen consumption of the beach flea, *Talorchestia megalophthalma*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 21:183–189.
- Fletcher, G. L., Hew, C. L., and Joshi, S. B. (1982) Isolation and characterization of antifreeze glycoproteins from the frostfish, *Microgadus tomcod*. *Can. J. Zool.* 60:348–355.
- Fraenkel, G. (1968) The heat resistance of intertidal snails at Bimini, Bahamas; Ocean Springs, Mississippi; and Woods Hole, Massachusetts. *Physiol. Zool.* 41:1–13.
- Fry, F. E. J. (1947) Effects of the environment on animal activity. University of Toronto Studies, Biological Services, no. 55. *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.* 68:1–62.

- Fry, F. E. J., Brett, J. R., and Clawson, G. H. (1942) Lethal limits of temperature for young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). University of Toronto Studies, Biological Series, no. 54. *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.* 66:1–35.
- Hinton, H. E. (1960) A fly larva that tolerates dehydration and temperatures of -270°C to $+102^{\circ}\text{C}$. *Nature, Lond.* 188:336–337.
- Hochachka, P. W., and Somero, G. N. (1973) *Strategies of Biochemical Adaptation*. Philadelphia: Saunders. 358 pp.
- Hoff, J. G., and Westman, J. R. (1966) The temperature tolerances of three species of marine fishes. *J. Mar. Res.* 24:131–140.
- Lowe, C. H., Lardner, P. J., and Halpern, E. A. (1971) Supercooling in reptiles and other vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.* 39A:125–135.
- Lundheim, R., and Zachariassen, K. E. (1993) Water balance of over-wintering beetles in relation to strategies for cold tolerance. *J. Comp. Physiol. B* 163:1–4.
- Marzusch, K. (1952) Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winterschlafender Kartoffelkäfer. *Z. Vergl. Physiol.* 34:75–92.
- McLeese, D. W. (1956) Effects of temperature, salinity, and oxygen on the survival of the American Lobster. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 13:247–272.
- Miller, L. K. (1969) Freezing tolerance in an adult insect. *Science* 166:105–106.
- Miller, K. (1982) Cold-hardiness strategies of some adult and immature insects overwintering in interior Alaska. *Comp. Biochem. Physiol.* 73A:595–604.
- Moore, J. A. (1939) Temperature tolerance and rates of development in the eggs of Amphibia. *Ecology* 20:459–478.
- Moore, J. A. (1949) Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber. *Evolution* 3:1–24.
- Ono, M., Igarashi, T., Ohno, E., and Sasaki, M. (1995) Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature* 377:334–336.
- Roberts, J. L. (1964) Metabolic responses of fresh-water sunfish to seasonal photoperiods and temperatures. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 9:459–473.
- Salt, R. W. (1966) Relation between time of freezing and temperature in supercooled larvae of *Cephus cinctus* Nort. *Can. J. Zool.* 44:947–952.
- Scholander, P. F., Flagg, W., Hock, R. J., and Irving, L. (1953) Studies on the physiology of frozen plants and animals in the arctic. *J. Cell. Comp. Physiol.* 42:(Suppl. 1)1–56.
- Somero, G. N., and DeVries, A. L. (1967) Temperature tolerance of some antarctic fishes. *Science* 156:257–258.
- Sømme, L. (1964) Effects of glycerol on cold-hardiness in insects. *Can. J. Zool.* 42:87–101.
- Storey, K. B. (1990) Life in a frozen state: adaptive strategies for natural freeze tolerance in amphibians and reptiles. *Am. J. Physiol.* XX:R559–R568.
- Storey, K. B., Baust, J. G., and Storey, J. M. (1981) Intermediary metabolism during low temperature acclimation in the overwintering gall fly larva, *Eurosta solidaginis*. *J. Comp. Physiol.* 144:183–190.
- Storey, J. M., and Storey, K. B. (1985) Triggering of cryoprotectant synthesis by the initiation of ice nucleation in the freeze tolerant frog, *Rana sylvatica*. *J. Comp. Physiol. B* 156:191–195.
- Wehner, R., Marsh, A. C., and Wehner, S. (1992) Desert ants on a thermal tightrope. *Nature* 357:586–587.
- Zachariassen, K. E. (1980) The role of polyols and nucleating agents in cold-hardy beetles. *J. Comp. Physiol.* 140:227–234.

LEITURAS COMPLEMENTARES

Veja também as referências no final do Cap. 8

- Adams, M. W. W. (1993) Enzymes and proteins from organisms that grow near and above 100°C . *Ann. Rev. Microbiol.* 47:627–658.
- Asahina, E. (1969) Frost resistance in insects. *Adv. Insect Physiol.* 6:1–49.
- Baust, J. G. (1981) Biochemical correlates to cold hardening in insects. *Cryobiology* 18:186–198.
- Bowler, K., and Fuller, B. J. (eds.) (1987) *Temperature and Animal Cells*. Symposium, Society for Experimental Biology, no. 41. Cambridge: The Company of Biologists Ltd. 460 pp.
- Brock, T. D. (1985) Life at high temperatures. *Science* 230:132–138.
- Davenport, J. (1992) *Animal Life at Low Temperature*. London: Chapman and Hall. 246 pp.
- DeVries, A. L. (1983) Antifreeze peptides and glycopeptides in cold-water fishes. *Annu. Rev. Physiol.* 45:245–260.
- Duman, J., and Horwath, K. (1983) The role of hemolymph proteins in the cold tolerance of insects. *Annu. Rev. Physiol.* 45:261–270.
- Franks, F., Mathias, S. F., and Hatley, R. M. H. (1990) Water, temperature, and life. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 326:517–534.
- Hochachka, P. W., and Somero, G. N. (1973) *Strategies of Biochemical Adaptation*. Philadelphia: Saunders. 358 pp.

Levitt, J. (1980) *Responses of Plants to Environmental Stresses*, 2d ed.: vol. 1, *Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses*. New York: Academic Press. 512 pp.

Mazur, P. (1984) Freezing of living cells: mechanisms and implications. *Am. J. Physiol.* 247:C125–C142.

Miller, K. (1982) Cold-hardiness strategies of some adult and immature insects overwintering in interior Alaska. *Comp. Biochem. Physiol.* 73A:595–604.

Prosser, C. L., and Nelson, D. O. (1981) The role of nervous systems in temperature adaptation of poikilotherms. *Annu. Rev. Physiol.* 43:281–300.

Somero, G. N. (1995) Proteins and temperature. *Ann. Rev. Physiol.* 57:43–68.

Somero, G. N., and Hochachka, P. W. (1976) Biochemical adaptations to temperature. In *Adaptation to Environment: Essays on the Physiology of Marine Animals* (R. C. Newell, ed.), pp. 125–190. London: Butterworth.

Storey, K. B. (1987) What contributes to freeze tolerance? *News Physiol. Sci.* 2:157–160.

Storey, K. B., and Storey, J. M. (1988) Freeze tolerance in animals. *Physiol. Rev.* 68:27–84.

Storey, K. B., and Storey, J. M. (1992) Natural freeze tolerance in ectothermic vertebrates. *Ann. Rev. Physiol.* 54:619–637.

Zachariassen, K. E. (1985) Physiology of cold tolerance in insects. *Physiol. Rev.* 65:799–832.

Zachariassen, K. E. (1992) Ice Nucleating Agents in Cold-hardy Insects. In *Water and Life* (G. N. Somero, C. B. Osmond, and C. L. Bolis, eds.), pp. 261–281. Berlin: Springer-Verlag.

7

REGULAÇÃO DA TEMPERATURA

A temperatura da maioria dos animais segue de modo passivo a temperatura do meio que os circunda. Seria vantajoso se os animais pudessem não depender da imprevisibilidade desta variável ambiental e, neste capítulo, trataremos dos animais que mantêm sua temperatura corpórea mais ou menos independente da temperatura ambiental.

Aves e mamíferos vivem a maior parte de suas vidas com temperaturas corpóreas que não oscilam mais que alguns graus. Esses animais serão os primeiros a serem considerados e, em seguida, será discutido o que outros animais conseguiram para manter suas temperaturas independentes da do meio ambiente.

Em primeiro lugar, deve ser esclarecido o que se entende por *temperatura corpórea*, não sendo esse, de modo algum, um conceito simples. Segundo, para a manutenção de uma temperatura constante, o ganho e a perda de calor do organismo devem ser iguais. Para a compreensão desses dois processos, devemos estar familiarizados com a física da transferência de calor.

Em um *ambiente frio*, uma alta temperatura pode ser mantida pela redução da

perda de calor e/ou aumento do ganho de calor (produção de calor). A maioria das aves e mamíferos fazem isso de modo bastante satisfatório, entretanto, alguns mamíferos e umas poucas aves parecem desistir de resistir ao frio e permitem que suas temperaturas caiam vertiginosamente, entrando em um estado de torpor ou hibernação. No entanto, a regulação da temperatura não é abandonada; ao contrário, a hibernação é um estado fisiológico bem regulado.

Em um *ambiente quente*, os problemas para a manutenção da temperatura corpórea são inversos: o animal deve evitar que sua temperatura corpórea aumente e geralmente é forçado a se resfriar pela evaporação de água.

Não somente aves e mamíferos, mas alguns outros animais são, de forma surpreendente, capazes de manter suas temperaturas acima da ambiental. Por exemplo, isso se aplica aos lagartos que ficam expostos ao sol, a muitos insetos e, surpreendentemente, até mesmo a alguns peixes que mantêm parte de seu corpo a temperaturas próximas àsquelas de animais de “sangue quente”.

Tabela 7.1 Produção de calor nos principais órgãos do homem em repouso (massa corpórea, 65 kg; produção de calor, 1872 kcal por dia = 78 kcal por hora = 90,65 W). Os principais órgãos internos pesam cerca de 5 kg, mas são responsáveis por 72% da produção total de calor (Aschoff e col., 1971).

Órgão	Massa do órgão		Produção de calor no repouso			
	Kg	% de massa corpórea	kcal h ⁻¹	(W)	% do total	
Rins	0,29	0,45	6,0	(7,0)	7,7	72,4
Coração	0,29	0,45	8,4	(9,8)	10,7	
Pulmões	0,60	0,9	3,4	(3,9)	4,4	
Cérebro	1,35	2,1	12,5	(14,5)	16,0	
Órgãos esplâncnicos ^a	2,50	3,8	26,2	(30,5)	33,6	
Pele	5,00	7,8	1,5	(1,7)	1,9	27,6
Músculos	27,00	41,5	12,2	(14,2)	15,7	
Outros	27,97	43,0	7,8	(9,1)	10,0	
Total	65,00	100,0	78,0	(90,7)	100,0	

^aÓrgãos abdominais, não incluindo os rins.

TEMPERATURA CORPÓREA DE AVES E MAMÍFEROS

O que é temperatura corpórea?

O calor produzido por um animal deve ser transportado à superfície antes que possa ser transferido ao meio ambiente. Portanto, a superfície do organismo deve estar a uma temperatura mais baixa que as partes internas, pois, se as temperaturas fossem as mesmas, não poderia ocorrer transferência de calor. A conclusão é que a temperatura de um organismo não pode necessariamente ser uniforme.

Ao examinar o local de produção de calor no corpo dos mamíferos, verifica-se que em algumas, partes há maior produção de calor que em outras. Nos seres humanos, os órgãos do tórax e abdome, embora correspondam a menos de 6% da massa corpórea, produzem 56% do calor total (Tab. 7.1). Se for incluído o cérebro, que no homem é volumoso e produz grande quantidade de calor, obtêm-se 72%, ou mais de dois terços da produção de calor total, em menos de 8% da massa corpórea.

Portanto, pode-se considerar que o corpo consiste de um centro no qual a maior parte do calor é produzida e um envoltório muito maior, que compreende a pele e os

músculos, que produz apenas uma pequena fração do calor corpóreo total.

Durante o exercício, a situação é diferente, pois a taxa metabólica total pode aumentar 10 vezes ou mais, sendo que a maior parte deste aumento ocorre nos músculos (incluindo o diafragma e outros músculos respiratórios). Então, durante o exercício, para que a temperatura interna permaneça constante, mais de 10 vezes a quantidade de calor produzida no repouso deve ser transportada à superfície do organismo.

Distribuição de temperatura no corpo

A temperatura interna, ou central, mantém-se suficientemente constante, porém, isso não significa que essa temperatura seja invariável. Órgãos que possuem uma maior taxa de produção de calor podem ser mais quentes que outros, mas são resfriados pelo sangue (isto é, o sangue venoso que sai desses órgãos é mais quente que o sangue arterial). As diferenças de temperatura no centro podem ser de até 0,5°C de um local para outro. Logo, não se pode falar de uma única temperatura central, mas, para fins práticos, a temperatura retal profunda é freqüentemente utilizada como uma medida representativa.

A temperatura superficial de um indivíduo, que encontra-se em equilíbrio térmico, é sempre mais baixa

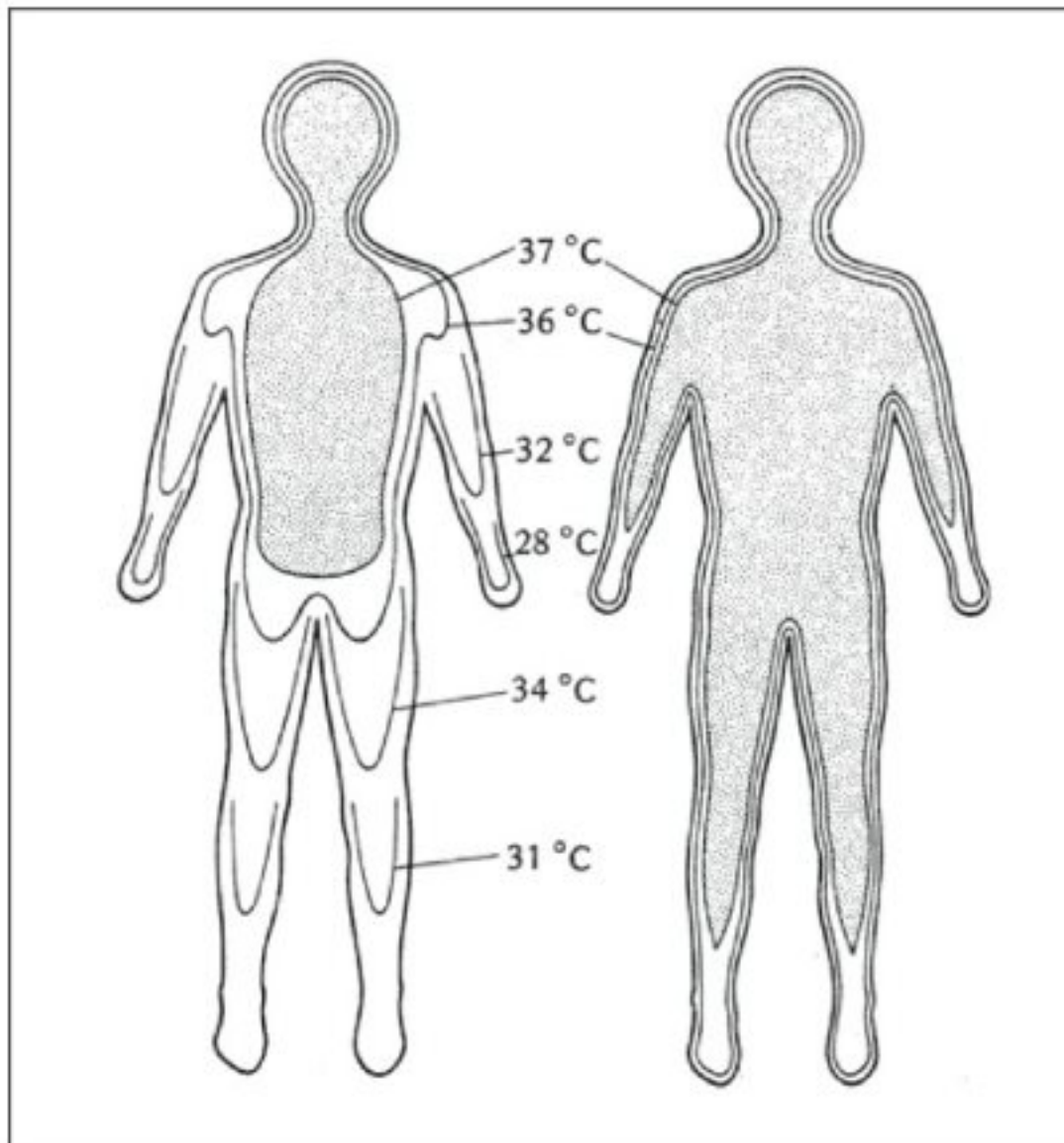


Fig. 7.1 Distribuição de temperatura no corpo de um indivíduo a temperaturas ambiente de 20°C (esquerda) e 35°C (direita). As isotermas, que indicam locais de temperaturas iguais, demonstram que, a uma temperatura ambiente de 35°C, a temperatura central de 37°C (área sombreada) estende-se aos braços e pernas. À temperatura ambiente de 20°C, os gradientes de temperatura no envoltório estendem-se ao longo das pernas e braços, e a temperatura central fica restrita ao tronco e à cabeça (Aschoff e Wever, 1958).

que a temperatura central. Isso significa que o sangue arterial que flui para o envoltório perde calor e retorna como sangue venoso mais frio. Evidentemente, essa é a maneira como a maior parte do calor produzido no centro é transportada à superfície ou, em outras palavras, é como os órgãos centrais são resfriados. Dependendo das circunstâncias (temperaturas externas e necessidade de perda de calor), a temperatura superficial varia muito. Além disso, os tecidos adjacentes, incluindo grande parte da massa muscular, podem apresentar temperaturas consideravelmente abaixo da temperatura central (Fig. 7.1).

Qual é a temperatura corpórea média? Pode-se calcular a temperatura corpórea média a partir de múltiplas medidas em diferentes locais, contanto que se faça uso de um procedimento ponderado nas várias medidas.

Entretanto, uma temperatura corpórea média calculada a partir de múltiplas medidas é, do ponto de vista fisiológico, relativamente insignificante.

Já foi visto que a temperatura central não representa o estado térmico do corpo inteiro, que a temperatura superficial pode variar muito e que a profundidade do corpo até a qual a temperatura do envoltório se estende pode variar drasticamente. Uma alteração na temperatura superficial significa que a quantidade total de calor do corpo varia, embora a temperatura central possa permanecer constante. Se um indivíduo se move de um local com uma temperatura ambiente de 35°C para outro a 20°C, a diminuição da temperatura superficial pode implicar em uma perda de calor do envoltório de 200 kcal (> 800 kJ). Fica clara a magnitude dessa quantidade de calor quando se verifica que ela corresponde, a grosso modo, a 3 horas do metabolismo de um indivíduo em repouso.

Temperatura corpórea “normal” de aves e mamíferos

Flutuações diárias na temperatura central

A temperatura central nos seres humanos, assim como em outros mamíferos e aves, apresenta flutuações diárias regulares. Em um período de 24 horas, essas flutuações são geralmente entre 1 e 2°C. Os animais diurnos apresentam uma temperatura máxima durante o dia e uma mínima à noite; os animais noturnos apresentam um padrão inverso. Entretanto, esses ciclos diários não são causados diretamente pelos períodos de alternância de atividade e repouso, pois continuam até mesmo se o organismo estiver em repouso completo.

O padrão diário da temperatura corpórea de muitos mamíferos e aves segue de forma consistente o ciclo de luz. Quando uma espécie de fringíldeo (*Pipilo aberti*) é mantida 12 horas no escuro e 12 horas no claro, sua temperatura corpórea obedece a um ciclo regulado pelo ciclo de luz. A uma temperatura ambiente de 23°C, a temperatura central à noite é de cerca de 39°C, e quando a luz é acesa ela rapidamente se eleva à aproximadamente 42°C (Fig. 7.2). A uma temperatura ambiente diferente (por exemplo, 5°C), a temperatura central segue o mesmo ciclo diurno/noturno, embora seja em média cerca de 0,5°C mais elevada que a temperatura central correspondente medida em 23°C.

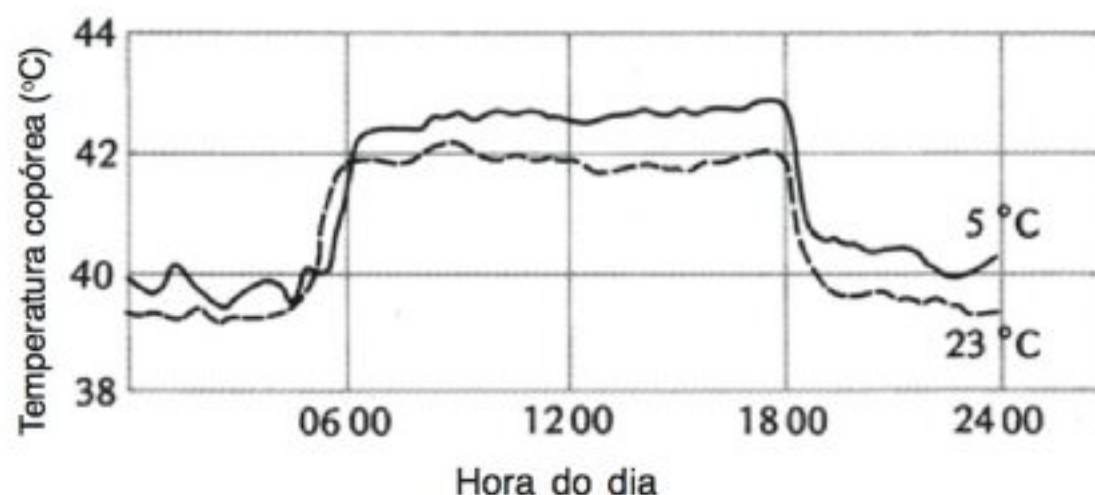


Fig. 7.2 Quando uma espécie de fringílideo (*Pipilo aberti*) é mantida a uma temperatura ambiente constante de 23°C, sua temperatura corpórea varia segundo o ciclo de luz. Quando as luzes são acesas, às 6 horas, sua temperatura corpórea eleva-se em cerca de 3°C, diminuindo quando as luzes são apagadas às 18 horas. Se a temperatura ambiente é reduzida a 5°C, o ciclo da temperatura corpórea é semelhante, porém, em um nível ligeiramente mais elevado (Dawson, 1954).

Foram registrados ciclos de temperaturas semelhantes em uma variedade de outras aves, de várias famílias diferentes. As formas diurnas sempre apresentam as temperaturas mais elevadas durante o dia, e as noturnas, à noite. Um exemplo de uma ave noturna é o kiwi (*Apteryx*), da Nova Zelândia. Sua temperatura central é mais baixa que na maioria das outras aves, com uma média diurna de 36,9°C. À noite, que é o período normal de atividade do kiwi, sua temperatura eleva-se a uma média de 38,4°C (isto é, à noite, a temperatura é cerca de 1,5°C mais elevada que durante o dia) (Farner, 1956).

Tanto o ciclo de temperatura quanto o ciclo correspondente da taxa metabólica podem ser alterados pela inversão dos períodos de claridade e escuridão. Isso demonstra que o ciclo é regido pela iluminação. Entretanto, até mesmo se forem suprimidas todas as variações luminosas, e os animais mantidos sob uma luz uniforme e contínua, as variações de temperatura continuarão quase com a mesma sincronia. Isso é denominado de *período de funcionamento independente* e, por persistir na ausência de qualquer estímulo externo, deve ser inerente ao organismo; deve ser, de fato, um ciclo endógeno.

O ciclo é independente no sentido de que, na ausência de estímulos externos regulatórios, prossegue por dias, semanas e até meses. Mantém-se extremamente regular, mas sua duração, com frequência, não é exatamente de 24 horas. Como resultado, a regulação de um

ciclo independente, na ausência de estímulo externo, gradualmente se distancia do ciclo ambiental de 24 horas de dia e noite.

Vimos agora que as temperaturas corpóreas central e do envoltório podem diferir muito. Existem variações regulares de vários graus que tornam as medidas da temperatura central significativas, apenas se forem obtidas ao mesmo tempo informações acerca da atividade, hora do dia e o ciclo normal de temperatura do animal.

Diferenças de temperatura entre os grupos de animais

Se forem desconsideradas as variações de alguns graus, observa-se que a temperatura usual ou “normal” é quase invariável em cada um dos principais grupos de vertebrados homeotermos, porém, há diferenças características entre os grupos (Tab. 7.2).

Admitindo-se o fato de que é difícil determinar a temperatura corpórea normal para um dado animal e desprezando-se as variações causadas pelas condições externas e atividade, pode-se dizer, empiricamente, que a maioria das aves mantém sua temperatura a $40 \pm 2^\circ\text{C}$, mamíferos eutérios, a $38 \pm 2^\circ\text{C}$, marsupiais, a $36 \pm 2^\circ\text{C}$, e monotremos, a $31 \pm 2^\circ\text{C}$. Aves pequenas podem ter temperaturas um pouco mais elevadas que aves grandes (McNab, 1966), mas entre os mamíferos não há uma correlação clara entre o tamanho e a temperatura corpórea (Morrison e Ryser, 1952). Para os marsupiais, as informações existentes são insuficientes para demonstrar se há correlação entre o tamanho e a temperatura corpórea.

O fato de que os chamados grupos primitivos – insetívoros, marsupiais e, principalmente, os monotremos – consistentemente apresentam temperaturas corpóreas mais baixas levanta alguns problemas evolutivos interessantes. Esses grupos são considerados muito antigos e, presumivelmente, tiveram mais tempo que os grupos mais recentes de desenvolver uma temperatura corpórea mais elevada, se tal condição for de fato “desejável” ou vantajosa. Eles permaneceram em seus estágios mais “primitivos” porque não tiveram a capacidade de evoluir neste sentido? Certamente obtiveram êxito, comprovado pela capacidade de sobrevivência destes até hoje.

O fato é que não são completamente entendidas as vantagens de uma dada temperatura corpórea. Em todo

Tabela 7.2 Temperaturas centrais normais e letais aproximadas de alguns dos principais grupos de mamíferos e aves. As temperaturas letais são baseadas em observações feitas sob uma ampla variedade de condições. Há um intervalo, de aproximadamente 6°C, bastante consistente entre as temperaturas normal e letal para o mesmo animal.

Animal	Temperatura central letal aproximada (°C)	Temperatura central normal aproximada (°C)
Monotremos (équidna)	30–31 ^a	37 ^a
Marsupiais	35–36 ^b	40–41 ^e
Insetívoros (ouriço)	34–36	41 ^f
Homem	37	43
Mamíferos eutérios	36–38 ^c	42–44 ^g
Pássaro (Kiwi)	38 ^d	
Aves não-passeriformes	39–40 ^b	46 ^h
Aves passeriformes	40–41 ^b	47 ^{i,j}

^aSchmidt-Nielsen e col. (1966)

^bDawson e Hulbert (1970)

^cMorrison e Ryser (1952)

^dFarner (1956)

^eRobinson e Morrison (1957)

^fShkolnik e Schmidt-Nielsen (1976)

^gAdolph (1947)

^hRobinson e Lee (1946)

ⁱCalder (1964)

^jDawson (1954)

caso, seria um erro interpretar uma baixa temperatura corpórea como um sinal “primitivo” e, conseqüentemente, uma regulação inadequada da temperatura. Tem sido dito que o équidna ovíparo encontra-se a meio caminho de ser um animal de “sangue frio” e não é capaz de regular adequadamente sua temperatura corpórea. Na realidade, o équidna regula muito bem sua temperatura e pode manter a temperatura central constante quando submetido a grandes variações da temperatura ambiente, inclusive abaixo da temperatura de congelamento, embora tolere de forma precária temperaturas elevadas (Schmidt-Nielsen e col., 1966).

As temperaturas corpóreas letais aproximadas para os vários grupos de vertebrados homeotermos são fornecidas na última coluna da tabela 7.2. Parece que a temperatura letal está tipicamente em torno de 6°C acima

da temperatura central normal. Logo, o équidna morrerá se sua temperatura corpórea atingir 37°C, que é uma temperatura normal para mamíferos placentários e está bem abaixo da temperatura normal para aves. A margem de segurança permanece invariável em cerca de 6°C de um grupo para outro, porém, não se sabe o porquê da temperatura letal encontrar-se nesse nível constante em relação à temperatura central normal.

Temperatura dos animais de clima frio

As aves e mamíferos do Pólo Ártico mantêm suas temperaturas corpóreas no mesmo intervalo que as espécies de climas mais quentes?

Para responder a essa questão, as temperaturas corpóreas de um grande número de aves e mamíferos do Alasca foram medidas, enquanto os animais eram expostos a um grande intervalo de baixas temperaturas do ar. As aves estudadas pertenciam a 30 espécies diferentes e apresentavam variação de peso de 0,01 a 2 kg. Em temperaturas ambientes entre +20°C e -30°C, suas temperaturas corpóreas médias foram iguais a 41,1°C, que está dentro do intervalo normal para aves de climas tropicais e temperados.

Mamíferos do Pólo Ártico, pertencentes a 22 espécies, pesando entre 0,1 a 1.000 kg, foram expostos a temperaturas que chegavam a -50°C, e uma espécie (a raposa branca), a até -80°C. Os animais de todas as espécies mantiveram suas temperaturas corpóreas dentro dos limites normais para mamíferos. A média para todas as espécies observadas foi de 38,6°C, que é cerca de 0,5°C mais elevada que a temperatura média previamente registrada para um grande número de mamíferos de regiões de clima temperado, mas essa diferença é considerada insignificante (Irving e Krog, 1954).

Portanto, pode-se concluir que as aves e mamíferos do Pólo Ártico mantêm temperaturas características de seus grupos, apesar de viverem em algumas das regiões mais frias do globo terrestre.

Animais em condições naturais

Em contraste com a grande quantidade de informações sobre temperatura corpórea em animais em cativeiro e laboratório, há poucos estudos de longo prazo em animais sob condições naturais. O desenvolvimento de métodos para medir a temperatura com transdutores que

transmitem a informação por meio de rádio (telemetria), tornou possível a obtenção de registros de animais completamente livres e não molestados.

A implantação cirúrgica de tal unidade telemétrica permitiu o registro da temperatura de um único animal por até 1 ano. Quando essa técnica foi usada em carneiros, sob condições naturais, a variação diária da temperatura corpórea profunda foi menor que 1°C, independentemente de sol, chuva ou tempestade. A variação total de temperatura observada durante todo o ano, do verão ao inverno mais rigoroso, foi de 1,9°C, de 37,9 a 39,8°C (Bligh e col., 1965).

Febre

A febre é um aumento da temperatura corpórea que, geralmente, está associada a infecções microbianas ou virais. Aumentos semelhantes da temperatura corpórea podem ser produzidos pela injeção de bactérias mortas, que contém substâncias, *pirogênios*, responsáveis pela reação febril. O organismo se comporta como se o ponto de ajuste de um termostato fosse aumentado em uns poucos graus e a regulação é feita de modo a manter a temperatura aumentada.

Definitivamente, a febre não é resultante da incapacidade de regular a temperatura. Se um indivíduo com febre for submetido a um resfriamento, o aumento da produção de calor servirá para manter a temperatura mais elevada, ocorrendo o inverso se for aplicada uma carga adicional de calor. Os processos de regulação da temperatura respondem como esperado, exceto que as reações giram em torno de uma temperatura corpórea mais elevada.

O conceito de que a febre representa um novo ajuste bem regulado de um “termostato” é também sustentado pelo experimento descrito a seguir. Se um pirogênio for injetado em um cão, o animal ficará febril. Entretanto, se calor for aplicado localmente, apenas no hipotálamo, onde se localiza o centro de regulação da temperatura, haverá a supressão da febre no organismo e o corpo se comportará como se o “ponto de ajuste” já tivesse sido atingido. Isso indica que o pirogênio bacteriano, de alguma maneira, não danifica o mecanismo regulatório no hipotálamo, mas que uma determinada temperatura hipotalâmica é “desejável” e, quando isso é alcançado, não é necessário haver mais aquecimento (Andersen e col., 1961).

Aves e mamíferos desenvolvem febre após serem infectados por bactérias, mas não está claro se a febre é benéfica ou prejudicial. Uma tentativa interessante para o esclarecimento dessa questão muito debatida foi feita por estudos, não com mamíferos ou aves de sangue quente, mas com um animal de sangue frio, o lagarto *Dipsosaurus dorsalis*. Quando um *Dipsosaurus* é colocado em um ambiente onde há variações de temperatura, ele escolhe uma temperatura determinada na qual tende a permanecer, de forma a manter sua temperatura corpórea em torno de 38,5°C. Se for injetada no lagarto uma suspensão bacteriana apropriada, ele buscará um ambiente pouco mais quente, e manterá uma temperatura corpórea elevada, uma “febre” de aproximadamente 2°C.

Anfíbios e peixes apresentam reações similares em resposta a pirogênios bacterianos (Reynolds e col., 1976; Kluger, 1977). Eles escolhem um ambiente mais quente e assim mantêm a temperatura corporal preferida mais elevada, demonstrando que a reação “febril” está presente em uma grande variedade de vertebrados e não apenas em mamíferos e aves de sangue quente. Até mesmo baratas, injetadas com bactérias e colocadas em um gradiente de calor, preferem temperaturas significativamente elevadas em relação ao normal (Bronstein e Conner, 1984).

Voltando à questão do caráter benéfico ou não da febre. Procurou-se responder a essa questão pela realização do seguinte experimento com *Dipsosaurus*. Cinco grupos de lagartos foram infectados com bactérias (*Aeromonas hydrofila*) e mantidos a temperaturas constantes uniformes. Um grupo foi mantido a 38°C neutros, dois grupos, a temperaturas mais baixas (36 e 34°C), e dois, a temperaturas mais elevadas (40 e 42°C). Observou-se uma notável correlação entre sobrevida e temperatura; todos os animais submetidos às temperaturas mais baixas morreram em menos de 4 dias; a sobrevida aumentou com a temperatura e foi maior nos animais a 42°C. Esta é aproximadamente a mesma temperatura que os animais que foram inoculados voluntariamente escolheram, quando lhes foi permitido escolher suas temperaturas (Kluger e cols., 1975). Então, nesses animais, um efeito benéfico evidente foi associado à temperatura corpórea mais elevada.

A capacidade de manter uma temperatura corpórea constante, como fazem aves e mamíferos, e a capacidade

de reajustar a temperatura com a manutenção total da regulação, como ocorre na febre, requer potencialidades extraordinárias dos mecanismos fisiológicos para a troca de calor. Antes de serem discutidos esses mecanismos, é necessário um conhecimento elementar dos princípios físicos que regem a transferência de calor.

TEMPERATURA, CALOR E TRANSFERÊNCIA DE CALOR

Na seção precedente, preocupamo-nos com a temperatura e o conceito de calor foi apenas casualmente mencionado. É importante compreender a diferença entre essas duas grandes entidades físicas e perceber que a medida da temperatura não fornece necessariamente qualquer informação sobre o calor.

A temperatura é em geral medida em graus Celsius ($^{\circ}\text{C}$), embora em físico-química e termodinâmica seja usada a temperatura absoluta, expressa em Kelvin (K).*

Em Biologia, o calor é, em geral, medido em calorias e 1 caloria (cal) é definida como quantidade de calor necessária para elevar a temperatura de 1 g de água em 1°C . A caloria não faz parte do sistema internacional de unidades (o sistema SI), mas o termo é tão comum que continuará em uso ainda por algum tempo. Para conversão para unidades SI, $1\text{ cal} = 4,184\text{ joules (J)}$.

Para aquecer 1 g de água da temperatura ambiente (25°C) até o ponto de ebulição da água (100°C), há a necessidade de 75 cal de calor. Para elevar a temperatura de 100 g de água em 75°C , há a necessidade de 7.500 cal (7,5 kcal). Em ambos os casos, as temperaturas inicial e final são idênticas e, portanto, a temperatura de modo isolado não fornece informação a respeito da quantidade de calor adicionado. Entretanto, se for conhecida a quantidade de água, poder-se-á calcular a quantidade de calor a partir da variação da temperatura; por definição, o calor necessário para elevar a temperatura de 1 g de água em 1°C é 1 cal. A quantidade de calor necessária para aquecer 1 g de substância em 1°C é conhecida como

o *calor específico* desta substância.[†] O calor específico da água é $1,0\text{ cal g}^{-1}\text{C}^{-1}$, que, comparado ao de outras substâncias, é muito elevado. O calor específico da borracha é 0,5, da madeira é 0,4 e da maioria dos metais é 0,1, ou menos. O calor específico do ar é $0,24\text{ cal g}^{-1}\text{C}^{-1}$ e, como a densidade do ar é 1,2 g por litro (a 20°C), o calor específico de 1 litro de ar é $0,3\text{ cal}^{\circ}\text{C}^{-1}$.

A quantidade de calor necessária para aumentar a temperatura do corpo de um animal é ligeiramente menor que a necessária para aquecer a mesma massa de água. O calor específico médio do corpo dos mamíferos é em torno de 0,8. Logo, para elevar a temperatura de um mamífero de 1.000 g em 1°C , são necessárias cerca de 800 cal. O valor exato para o calor específico do corpo de um animal apresenta uma certa variação. Por exemplo, o calor específico encontrado para corpos de camundongos apresentou variação entre 0,78 e 0,85, com uma média de 0,824 (Hart, 1951).

A maior parte do corpo é composta por água, a qual possui um calor específico de 1,0, e os outros componentes – proteínas, ossos e gordura – tendem a reduzir esse valor. A gordura é particularmente importante, pois sua quantidade varia dentro de limites amplos e seu calor específico é somente cerca de 0,5.

Para muitas finalidades, é suficiente utilizar um valor médio de 0,8 para o calor específico do corpo animal; porém, a fim de determinar a variação do conteúdo de calor, deve-se conhecer a temperatura corpórea média e, como foi visto, essa variável é muito difícil de ser determinada com precisão.

Princípios físicos da transferência de calor

Para que um corpo mantenha uma temperatura constante, há uma condição absoluta: a perda de calor deve ser exatamente igual ao ganho. Para que um animal mantenha uma temperatura constante, o calor deve ser perdido do corpo na mesma taxa em que é produzido pela atividade metabólica.

Como foi observado, a produção de calor metabólica pode facilmente aumentar mais de 10 vezes com a atividade e, a menos que a perda de calor aumente na mesma proporção, a temperatura corpórea se elevará rapidamente. Além disso, as condições para a perda de calor variam tremendamente com fatores externos, como temperatura do ar e vento. Uma compreensão dos mecanismos fisiológicos envolvidos na regulação da pro-

* O zero absoluto é a $-273,15^{\circ}\text{C}$. A temperatura em Celsius (T_{C}) está relacionada com a temperatura absoluta (T_{K}) da seguinte maneira: $T_{\text{K}} = T_{\text{C}} + 273,15$.

[†] Recomenda-se que a palavra *específico* antes do nome de uma quantidade física seja restrita ao significado “dividido pela massa” (Conselho da Royal Society, 1975).

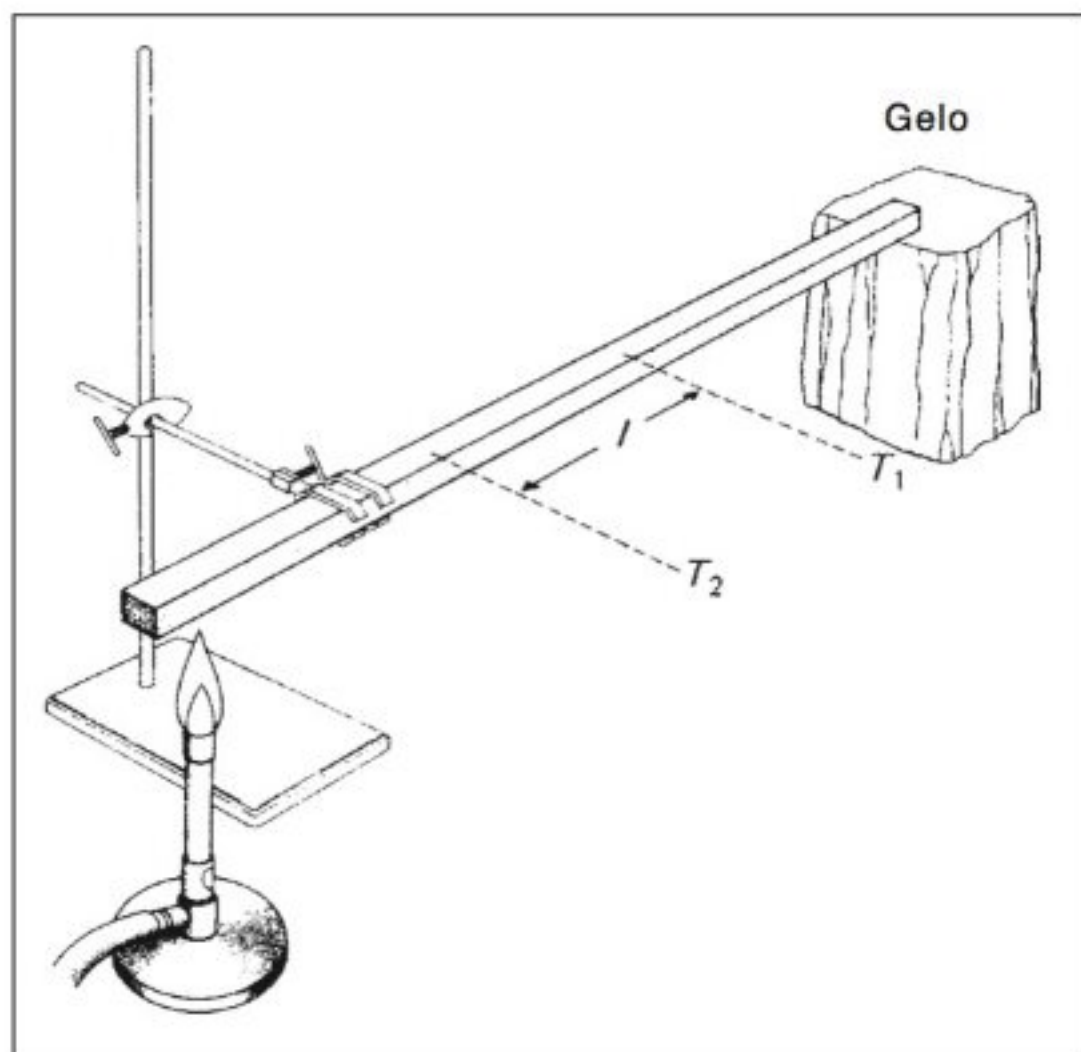


Fig. 7.3 O fluxo de calor em um condutor uniforme depende da sua secção transversal, do gradiente de temperatura e do material do qual é feito.

dução e perda de calor requer um conhecimento básico dos princípios físicos da transferência de calor.

Quando materiais físicos são expostos a diferentes temperaturas, o calor flui da região de temperatura mais elevada para a mais baixa. Essa transferência de calor ocorre por *condução* e *radiação*. Um corpo não pode perder calor por condução ou radiação a menos que seu meio, ou parte desse, esteja a uma temperatura mais baixa que a superfície do corpo. Entretanto, há uma terceira forma de remover o calor: a *evaporação* de água. Essas três formas de transferência de calor – condução,* radiação e evaporação – são os únicos meios existentes para a retirada do calor produzido pela atividade metabólica dos seres vivos.

* A transferência de calor entre uma superfície e um fluido (gás ou líquido) que estejam em contato ocorre por condução. O movimento de massa em um fluido, denominado *convecção*, contribui para a renovação do fluido junto à camada estacionária, dificultando, assim, a transferência de calor por condução (ver mais adiante neste capítulo).

Condução

A condução de calor ocorre entre corpos físicos que estão em contato entre si, sejam sólidos, líquidos ou gases. A condução de calor consiste de uma transferência direta da energia cinética resultante da movimentação das moléculas e ocorre sempre de uma região de temperatura mais elevada para uma mais baixa.

Admita um condutor uniforme, no qual uma extremidade é mantida quente e a outra fria (Fig. 7.3). A taxa da transferência de calor por condução (Q) pode então ser expressa como:

$$\dot{Q} = k A \frac{T_2 - T_1}{d}$$

em que k é a condutividade térmica do condutor, A é a área através da qual o calor flui (normal em relação à direção do fluxo de calor), e T_2 e T_1 são as temperaturas em dois pontos separados pela distância d . A fração $(T_2 - T_1)/d$ é conhecida como *gradiente de temperatura* e representa a diferença de temperatura por unidade de distância ao longo do condutor.

Essa expressão para o fluxo de calor em um condutor pode ser formulada em termos simples, intuitivamente óbvios. O fluxo de calor aumenta com a condutividade térmica (k) do material condutor, com o aumento da área da secção transversal (A) do condutor, e com o aumento da diferença de temperatura entre dois pontos, T_2 e T_1 . Aumentando-se a distância (d) entre duas dadas temperaturas, T_2 e T_1 (se permanecerem inalteradas), há diminuição da quantidade de fluxo de calor.

O coeficiente de condutividade térmica (k) é uma expressão da facilidade com que o calor flui em um determinado material. Os valores para a condutividade térmica de alguns materiais comuns são fornecidos na tabela 7.3. Como é sabido, os metais são excelentes condutores e possuem altos coeficientes de condutividade. O vidro e a madeira são condutores ruins; a água e os tecidos humanos possuem condutividades ligeiramente mais baixas, porém, dentro da mesma ordem de grandeza. A similaridade entre as condutividades térmicas dos tecidos humanos e da água é evidentemente atribuída ao fato de que a maioria dos tecidos é constituída de aproximadamente dois terços a três quartos de água. O ar e a pelagem dos animais possuem condutividades muito baixas, o que significa que o valor de isolamento (resistência ao fluxo de calor) é alto. A principal razão da

Tabela 7.3 Condutividades térmicas (k) para uma variedade de materiais comuns (Hammel 1955; Hensel e Bock 1955; Weast, 1969).

Material	K (cal s ⁻¹ cm ⁻¹ °C ⁻¹)
Prata	0,97
Cobre	0,92
Alumínio	0,50
Aço	0,11
Vidro	0,002 5
Terra seca	0,000 8
Borracha	0,000 4
Madeira	0,000 3
Água	0,001 4
Músculo humano	0,001 1
Tecido adiposo	0,000 51
Ar	0,000 057
Pelagem de animais	0,000 091

baixa condutividade térmica da pelagem dos animais é a grande quantidade de ar retido entre os pêlos. Outros materiais que contêm uma grande proporção de ar (p. ex., feltro, tecidos de lã, plumagem) são também condutores ruins ou isolantes excelentes.

A equação simples para a condução de calor dada acima, infelizmente, serve apenas quando o calor flui através de um objeto plano, como uma parede. A maior parte das superfícies dos animais é curva e isso torna a equação da condução consideravelmente mais complexa. Para fins práticos, considera-se o fluxo de calor como dependente dos gradientes de temperatura e da área, mas, para se fazer uma análise quantitativamente satisfatória da transferência de calor em um animal, será necessário uma abordagem mais rigorosa dos princípios de transferência de calor.

Convecção

A transferência de calor em fluidos é quase que invariavelmente acelerada pelo processo de *convecção*, que diz respeito ao movimento de massa do fluido. Admita um fluido frio em contato com uma superfície sólida quente. O calor flui em direção ao fluido por condução e o fluido adjacente à superfície torna-se mais quente. Se o fluido estiver em movimento, o fluido quente adjacente à superfície sólida será substituído pelo flui-

do frio e a perda de calor da superfície sólida será, por esse motivo, acelerada. Conseqüentemente, o fluxo de massa, ou convecção, em um fluido facilita a perda de calor do sólido, embora o processo de transferência entre o sólido e o fluido permaneça como sendo de condução.

A convecção em um fluido pode ser causada pelas diferenças de temperaturas ou por uma força mecânica externa. O aquecimento ou resfriamento de um fluido freqüentemente altera sua densidade e isso, por sua vez, causa fluxo de massa. Por exemplo, se uma superfície sólida quente estiver em contato com um fluido frio, o fluido aquecido se expandirá e como conseqüência ascenderá, sendo substituído por fluido frio. Nesse caso, o fluxo de massa, ou convecção, é causado pela diferença de temperatura e é denominado de *convecção natural* ou *livre*. Esse termo indica, também, se a parede é mais fria que o fluido e se o fluido adjacente à parede torna-se mais denso e afunda.* É evidente que a convecção livre pode ocorrer tanto no ar como na água e contribui substancialmente para a taxa de perda de calor dos seres vivos.

A movimentação no fluido pode também ser causada por forças externas, como vento, correntes de água ou por um ventilador elétrico. A convecção causada por forças externas, em oposição às alterações de densidade, é denominada *convecção forçada*.

Como a convecção depende da transferência de massa em fluidos, o processo é regido por leis muito complexas da dinâmica dos fluidos, que compreendem variáveis como viscosidade e densidade, além da condutividade térmica. A perda de calor por convecção não depende unicamente da área superficial exposta. Variáveis como a curvatura e orientação da superfície dão origem a expressões matemáticas bastante complexas, as quais causam dificuldades enormes na análise da transferência de calor de um animal. Como será descrito a seguir, contudo, pode-se achar meios práticos para a análise da transferência de calor entre um animal e o meio que o rodeia, sem a necessidade de uma análise exata dos processos físicos envolvidos.

* A água apresenta uma densidade mais elevada a +4°C do que no ponto de congelamento. Isso é de grande importância na água doce, porém, na maior parte das situações fisiológicas, a densidade anômala da água é insignificante. A água do mar não apresenta as propriedades anômalas de densidade a temperaturas próximas do ponto de congelamento (ver também pág. 227).

Radiação

A transferência de calor por radiação ocorre na ausência de um contato direto entre os objetos. Todos os objetos físicos, a uma temperatura acima do zero absoluto, emitem radiação eletromagnética. A intensidade e o comprimento de onda dessa radiação dependem da temperatura da superfície radiante (e de sua emissividade, que será discutida a seguir). Todos os objetos também recebem radiação de sua vizinhança. A radiação eletromagnética atravessa livremente o vácuo e, para os propósitos aqui apresentados, o ar atmosférico pode ser considerado como completamente transparente à radiação.

A *intensidade* da radiação de um objeto é proporcional à quarta potência da temperatura absoluta da superfície. Isso é expresso pela *lei de Stefan-Boltzmann* para o fluxo de radiação de calor:

$$\dot{Q}_R \propto \sigma T^4$$

em que T é a temperatura absoluta da superfície radiante (em kelvin, K) e σ é a constante de Stefan-Boltzmann ($1,376 \times 10^{-12} \text{ cal s}^{-1} \text{ cm}^{-2} \text{ K}^{-4}$ ou $5,67 \times 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$). Por ocorrer um aumento da quantidade de calor, ou energia radiada, com a quarta potência da temperatura absoluta, a emissão aumenta, de fato, muito rapidamente com a temperatura superficial.

O *comprimento de onda* da radiação emitida depende da temperatura superficial e, quanto mais quente for a superfície, mais curta será a radiação emitida. À medida que aumenta a temperatura superficial de um objeto aquecido, a radiação, por conseguinte, apresenta comprimentos de onda progressivamente mais curtos.

A radiação de uma barra de ferro aquecida apenas começará a apresentar luz vermelha visível quando sua temperatura estiver em torno de 1.000 K. Se for aquecida ainda mais, emitirá comprimentos de onda mais curtos (isto é, exibirá radiação mais visível). Portanto, à medida que a temperatura aumenta, a cor visível passa de vermelho a amarelo e a branco. A radiação solar, a qual apresenta o ponto máximo na parte visível do espectro, corresponde a uma temperatura superficial de cerca de 6.000 K e contém, também, uma quantidade apreciável de radiação na faixa próxima a do ultravioleta.

Os objetos que estão próximos das temperaturas fisiológicas emitem a maior porção da radiação no infravermelho intermediário. Por exemplo, a radiação infra-

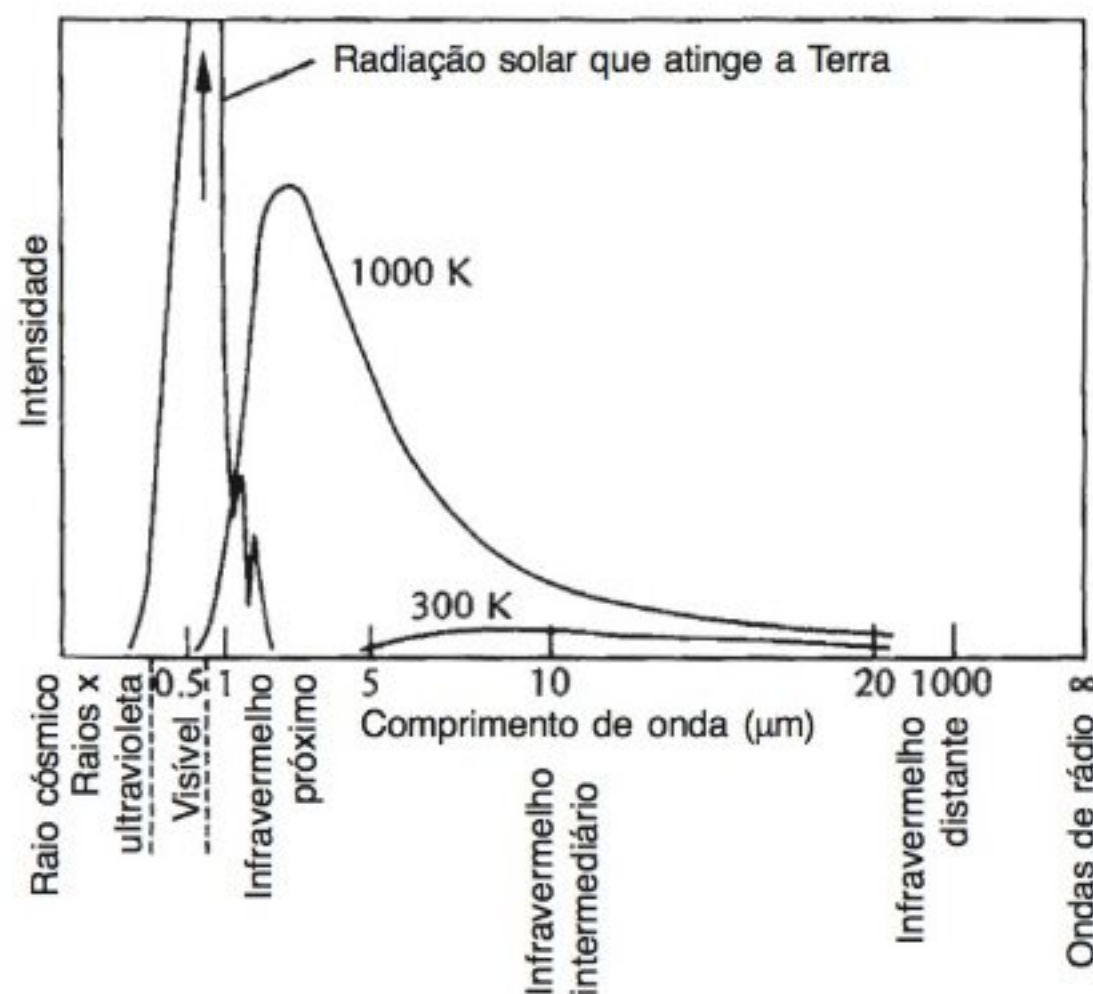


Fig. 7.4 A radiação de calor de um corpo depende de sua temperatura superficial, tanto em relação à distribuição espectral da radiação quanto à sua intensidade. Quanto maior a temperatura superficial, mais curto é o comprimento de onda e maior é sua intensidade. Esta figura apresenta a distribuição espectral da radiação de calor do sol (6.000 K), de um fogão muito quente (1.000 K) e do corpo humano (300 K) (Hardy, 1949).

vermelha da pele do homem ($T \approx 300 \text{ K}$) tem o seu ponto máximo em torno de 10.000 nm. Como a luz visível está entre 450 e 700 nm, a radiação da pele humana não abrange a luz visível (a luz visível emanada da pele que pode ser percebida é, naturalmente, apenas luz refletida, e no escuro não se observa luz emitida pela pele).

A figura 7.4 apresenta como os comprimentos de onda e a intensidade da radiação emitida alteram a temperatura da superfície radiante, como descrito nos dois parágrafos precedentes.

O próximo conceito a ser considerado é o da *emissividade*. A maneira mais simples de abordar esse conceito é considerar inicialmente a *absortividade* de uma superfície em relação à radiação nela incidente. Por definição, um corpo negro absorve radiação por completo em todos os comprimentos de onda e não reflete nada. A absortividade de um corpo totalmente negro é, portanto, de 100%. (Ainda que geralmente se pense no “negro” em relação à luz visível, o conceito físico se aplica a todos os comprimentos de onda).

Em contraste com um corpo negro, a superfície que reflete completamente a radiação é um refletor perfeito, e

sua absorvidade é zero. Essa condição é praticamente atingida com uma superfície metálica altamente polida (p. ex., um espelho de prata). Como a radiação incidente pode ser tanto absorvida quanto refletida, a absorvidade e a refletância *devem* somar 1 (ou 100%)*, isto é, se 30% da radiação incidente forem refletidas, 70% serão absorvidas, e assim por diante.

Geralmente, a absorvidade (e, conseqüentemente, a refletância) é variável em diferentes comprimentos de onda da radiação incidente. Na luz visível, isso é reconhecido como a cor dos objetos; um objeto que é percebido como amarelo reflete principalmente a luz amarela e absorve outros componentes da luz visível. No infravermelho intermediário, que é o de maior interesse em relação à radiação de calor a temperaturas fisiológicas, a maioria das superfícies são corpos negros. A pele humana, por exemplo, absorve praticamente 100% da radiação infravermelha que chega e, portanto, é um corpo negro nesses comprimentos de onda, independente de ser clara ou escura na luz visível.

O conceito de *absorvidade* superficial deve estar claro agora e, assim, podemos retornar à *emissividade*. Os dois são numericamente iguais, um fato que pode ser entendido intuitivamente a partir do que se segue. Considere um objeto suspenso em um vácuo, dentro de uma esfera oca cuja parede apresenta temperatura uniforme. O objeto no interior da esfera recebe radiação da parede da esfera, sendo que parte dessa é absorvida e parte é refletida. Da mesma maneira, o objeto radia em direção à superfície esférica, e parte dessa radiação é absorvida, enquanto parte é refletida. (A porção refletida é, sucessivamente, interceptada pelo objeto suspenso, ou atinge um outro ponto da esfera.)

Quando o sistema entra em equilíbrio, o objeto atinge a temperatura da superfície esférica ao seu redor e as radiações absorvida e emitida do objeto são, neste momento, precisamente iguais. Se não fosse assim, o objeto não estaria à mesma temperatura que a esfera, o que seria uma impossibilidade física, pois, caso contrário, poderia-se extrair energia do sistema, permitindo a existência de um *perpetuum mobile*. Como um exemplo prático, pegue um bule de metal que seja intensamente refletivo, com uma refletância de 95% (isto é, uma

absorvidade de apenas 5%). Logo, sua emissividade é também de 5% (isto é, o bule polido perde bem lentamente calor por radiação).

Considere, a seguir, que o objeto no interior da esfera seja quase todo negro e que tenha uma absorvidade de 99%. Este objeto, evidentemente, atingirá a mesma temperatura que um objeto de prata altamente refletivo, suspenso de forma similar, embora este último possa ter uma absorvidade de apenas 1%. Para cada objeto, na condição de equilíbrio, as radiações absorvida e emitida são precisamente iguais. A temperatura final será a mesma para ambos, porém, o objeto altamente refletivo necessitará de mais tempo para atingi-la.

Repetindo, um objeto com uma alta absorvidade também possui uma alta emissividade. Um corpo considerado um emissor ideal a um certo comprimento de onda é também um corpo negro ideal no mesmo comprimento de onda, e vice-versa.

A pele humana, a pelagem dos animais e todos os outros tipos de superfícies não-metálicas possuem absorvidades altas no intervalo do raio infravermelho intermediário do espectro, entre 5.000 e 10.000 nm. Na prática, a pele humana é negra nesse intervalo e não há diferença entre uma pele intensamente pigmentada e uma despigmentada. A diferença que percebemos está na região visível do espectro luminoso, mas, como não ocorre emissão de radiação nesse intervalo, a diferença de pigmentação não influencia a radiação da pele humana.

Como conseqüência da alta absorvidade no infravermelho intermediário, a emissividade é também próxima de 100% nesta região. Conseqüentemente, as perdas de calor por radiação de peles pigmentadas e despigmentadas são aproximadamente iguais; ambas radiam como corpos virtualmente negros. O mesmo é válido para a radiação da pelagem dos animais, a qual também é independente da cor na parte visível do espectro.

Falhas na apreciação desse simples fato físico têm levado a algumas especulações mal concebidas em relação à coloração animal. Por exemplo, tem sido sugerido que animais de cor negra perdem calor por radiação mais rapidamente que os de cor branca. Como a emissão de radiação no infravermelho não tem nenhuma relação com a coloração visível, a diferença na emissividade no infravermelho pode ser estabelecida somente pela medida direta desse intervalo no espectro. Tais diferenças não foram encontradas.

* Esta afirmação desconsidera a transmissividade, a qual geralmente pode ser ignorada.

A cor da pele e a pelagem dos animais podem, no entanto, ser importantes para o calor absorvido a partir da radiação solar, o qual apresenta intensidade máxima no intervalo visível. Cerca de metade da energia contida na radiação solar cai dentro do que é chamado de luz visível (Fig. 7.4). É importante para o equilíbrio térmico se essa luz é absorvida ou refletida. Quando expostas à radiação solar direta, a pele ou pelagem dos animais de coloração escura absorvem uma quantidade maior da energia incidente que a pele ou pelagem de coloração clara.

Transferência líquida de calor por radiação. Se duas superfícies se encontrarem em processo de troca por radiação, cada uma emitirá radiação segundo a *lei de Stefan-Boltzmann*, e a transferência líquida por radiação (\dot{Q}_R) entre elas será:

$$\dot{Q}_R = \sigma \epsilon_1 \epsilon_2 (T_2^4 - T_1^4) A$$

em que σ é a constante de Stefan-Boltzmann, e ϵ_1 e ϵ_2 são as emissividades das duas superfícies, T_1 e T_2 são suas temperaturas absolutas e A é uma expressão da área radiante efetiva.* Se o meio for uma esfera uniforme, A será uma expressão simples da superfície “visível” integrada na direção da radiação.

Entretanto, se o meio não for uniforme e, em particular, se contiver uma fonte puntiforme de calor (tal como o sol), a integração das superfícies de troca tornar-se-á mais complexa. Sob esse aspecto, situações encontradas na natureza são extremamente complexas e é muito difícil descrever em termos precisos a transferência de calor total. No entanto, uma vez entendidos os princípios físicos elementares da troca por radiação, pode-se facilmente evitar algumas conclusões errôneas, como aquelas relacionadas à função da pigmentação da pele.

Uma simplificação prática. Embora a transferência de calor por radiação varie com a quarta potência da temperatura absoluta, é possível utilizar uma expressão simplificada, contanto que a diferença de temperatura entre as superfícies não seja muito grande. Dentro de um intervalo de temperatura de 20°C, o erro por não se utilizar

com rigor a equação de Stefan-Boltzmann pode, com frequência, ser desprezado e, como uma aproximação, pode-se considerar a troca de calor por radiação como sendo proporcional à diferença de temperatura entre duas superfícies. Para pequenas diferenças de temperatura, o erro é relativamente insignificante, mas torna-se progressivamente importante quanto maior for a diferença de temperatura.

Nós não usaremos tal simplificação e nem consideraremos a troca de calor por radiação como proporcional à diferença de temperatura. A taxa de perda de calor de um animal de sangue quente em um meio frio consiste da perda de calor por condução e radiação (por enquanto, sem levarem consideração a evaporação). Como ambas podem ser consideradas proporcionais à diferença de temperatura ($T_2 - T_1$), a somatória será, também, proporcional a ($T_2 - T_1$), ou:

$$\dot{Q} = C (T_2 - T_1)$$

em que todas as constantes que fazem parte da equação de troca de calor foram combinadas em um fator simples de proporcionalidade, C .

Mais adiante, será discutida a aplicação dessa equação simplificada, ao abordarmos a perda de calor em animais de sangue quente no frio.

Evaporação

A evaporação de água requer uma grande quantidade de calor. Para a transferência de 1 g de água, à temperatura ambiente, para vapor d'água, à mesma temperatura, são necessárias 584 cal (2.443 J). É uma quantidade de calor surpreendentemente grande, quando se considera que são necessárias 100 cal (418 J) para aquecer 1 g de água do ponto de fusão para o de ebulição, e observa-se que é preciso mais do que 5 vezes a mesma quantidade de calor para fazer com que a água no estado líquido passe ao estado gasoso, à mesma temperatura.

A quantidade de calor necessária para atingir a mudança de fase, da água líquida para gasosa, é denominada de *calor de vaporização* (H_v). O calor de vaporização varia ligeiramente com a temperatura na qual ocorre a evaporação: a 0°C, o H_v é de 595 cal por grama de água; a 22°C, é de 584 cal por grama e, no ponto de ebulição, a 100°C, é de 539 cal por grama.

Em fisiologia, é comum usar o valor de 580 cal por grama de água, que é uma aproximação do valor para a

* Esta equação para a transferência líquida de calor por radiação admite que uma ou ambas as superfícies possuam uma emissividade próxima ou igual à unidade.

vaporização, da água à temperatura da pele de um indivíduo em transpiração, em torno de 35°C.

A medida da perda de calor pela vaporização da água tem uma grande conveniência: é suficiente saber a quantidade de água que vaporizou. Quando um indivíduo é exposto a um meio quente, ele se resfria pela evaporação do suor da superfície geral do corpo; porém, um cachorro evapora grande parte da água pelo trato respiratório ao ofegar. É claro que a quantidade de calor transferida por grama de água é a mesma em ambos os casos (isto é, não é preciso saber a localização ou a região exata da superfície evaporativa).

O ar expirado dos mamíferos e outros vertebrados que respiram o ar atmosférico encontra-se saturado de vapor d'água e, por esse motivo, há normalmente uma evaporação considerável de água do trato respiratório, mesmo na ausência de estresse térmico. Essa evaporação deve, naturalmente, constar das considerações relativas ao equilíbrio térmico total de um animal, que será o assunto discutido a seguir.

EQUILÍBRIO TÉRMICO

Várias vezes foi enfatizado que, para a temperatura corpórea ser mantida constante, a perda de calor deverá ser igual ao ganho. Entretanto, nem sempre a temperatura corpórea permanece constante. Admita que a perda de calor não seja realmente igual à produção metabólica de calor, mas ligeiramente menor. A temperatura corpórea inevitavelmente se elevará, significando que parte do calor metabólico permanece no corpo, ao invés de ser perdido e, portanto, a elevação da temperatura corpórea representa um armazenamento de calor.

Se houver diminuição da temperatura corpórea média, a qual ocorrerá quando a perda exceder a produção de calor, poderemos considerar o excesso de perda como uma retirada do calor armazenado. A quantidade de calor armazenado depende da alteração da temperatura corpórea média, da massa do corpo e do calor específico dos tecidos (que para mamíferos e aves, geralmente, é admitida como sendo 0,8).

A troca de calor entre o corpo e o ambiente ocorre pelas três formas descritas anteriormente: condução (incluindo a convecção), radiação e evaporação. Geralmente, cada uma dessas representa uma perda de calor do corpo, porém, nem sempre é assim. Quando a temperatu-

ra do ar exceder a temperatura da superfície corpórea, o fluxo de calor por condução ocorrerá em direção ao corpo, e não o contrário. Quando houver uma intensa radiação a partir de fontes externas, o fluxo líquido da radiação poderá, também, ser na direção do corpo. A evaporação é quase sempre uma entidade negativa, mas, sob circunstâncias incomuns, pode ser revertida; por exemplo, isso acontece quando um corpo frio entra em contato com o ar úmido quente.*

Essas variáveis podem ser colocadas em uma equação simples:†

$$\dot{H}_{\text{tot}} = \pm \dot{H}_c \pm \dot{H}_r \pm \dot{H}_e \pm \dot{H}_s$$

em que

\dot{H}_{tot} = produção de calor metabólico
(sempre positiva)

\dot{H}_c = troca de calor por condução e convecção
(+ para perda líquida)

\dot{H}_r = troca líquida de calor por radiação
(+ para perda líquida)

\dot{H}_e = perda de calor por evaporação
(+ para perda líquida)

\dot{H}_s = armazenamento de calor no corpo
(+ para ganho de calor líquido pelo corpo)

* Quando um homem com uma temperatura cutânea de 35°C entra em um banho turco, no qual o ar está quase saturado e acima de 40°C, há uma condensação imediata de água na sua pele. Nesse caso, a direção da troca de calor por evaporação é inversa à habitual. Entretanto, em uma sauna, o ar geralmente é seco e a umidade visível observada sobre a pele, logo após a entrada no recinto da sauna, é suor.

† É importante observar que não aparece na equação nenhum termo relativo ao trabalho. Para o equilíbrio térmico, a equação está correta como se apresenta. Entretanto, se o consumo de oxigênio for usado para estimar a taxa metabólica e calcular a produção de calor, o trabalho externo deverá ser considerado, pois aquela fração do consumo de oxigênio destinada à execução do trabalho externo não aparecerá como calor no corpo. Por exemplo, uma ave voadora, provavelmente, utiliza 20% de sua taxa metabólica para conferir aceleração ao ar no qual ela voa (essencialmente, esse trabalho externo degrada-se em calor em uma trilha de decaimento de vórtices de ar). Portanto, para uma ave voadora, somente 80% do consumo de oxigênio representam o calor liberado dentro do corpo, e apenas essa fração faz parte da equação de equilíbrio térmico como calor metabólico (\dot{H}_{tot}) a ser dissipado pelas vias à direita do sinal de igualdade. Significa, também, que o equivalente calórico de oxigênio (4,8 kcal, formadas por litro de oxigênio consumido) não pode ser usado no cálculo da produção de calor de um animal realizando trabalho externo.

Os três componentes da troca de calor – condução, radiação e evaporação – dependem de fatores externos, dentre os quais o fator isolado mais importante é a temperatura. É evidente que as perdas de calor aumentam quando a temperatura externa diminui. Todavia, se a temperatura externa se elevar, as perdas de calor diminuirão; e, se a temperatura externa exceder a temperatura superficial do corpo, as trocas de calor, tanto por condução quanto por radiação, poderão ser do ambiente para o organismo. O ganho de calor total é, então, a soma do ganho de calor a partir do metabolismo mais o ganho de calor do ambiente. Essa situação ainda permite a manutenção de uma temperatura corpórea constante (armazenamento = 0), desde que a evaporação seja aumentada o suficiente para dissipar toda a carga de calor.

As reações fisiológicas no frio e no calor diferem em muitos aspectos e é conveniente analisar essas duas condições em separado. Inicialmente, será discutida a regulação da temperatura em ambientes frios e, a seguir, no calor.

Regulação da temperatura no frio: conservação do calor

Para a manutenção de uma temperatura constante, um animal deve satisfazer a condição do estado de equilíbrio, no qual a taxa de produção de calor metabólico (H) equivale à taxa de perda de calor (Q). Por enquanto, será considerado que a perda de calor (no frio) ocorre somente por condução (incluindo convecção) e radiação, e que a perda de calor por evaporação pode ser desprezada.* Para descrever a perda de calor, será usada a equação simplificada que relaciona perda de calor (Q) à temperatura ambiente, como foi descrito na seção precedente:

$$H = Q = C (T_c - T_a)$$

Essa equação simplesmente indica que a taxa de produção de calor metabólico equivale à taxa de perda de calor, que, por sua vez, é proporcional à diferença de temperatura entre o corpo e o meio ($T_c - T_a$). O termo C é um termo de condutância que será discutido adiante.

* Em temperaturas moderadas a baixas, a evaporação ocorre principalmente a partir do trato respiratório a uma taxa correspondente a uma pequena porcentagem da produção de calor metabólico.

O que um animal pode fazer para manter o estado de equilíbrio? Entre os termos da equação acima, a temperatura ambiental (T_a) é um dos fatores sobre o qual o animal tem pouca influência, a não ser que ele se transfira para um ambiente diferente. Para adaptar-se a uma T_a desfavorável, um animal pode regular somente os três termos restantes: produção de calor (H), o termo de condutância (C), ou a temperatura corpórea (T_c). Como a preocupação é a manutenção da temperatura corpórea (T_c), os ajustes que podem ser feitos são na produção de calor (H) ou no termo de condutância (C). (A terceira alternativa, uma alteração na temperatura corpórea, ocorre na hibernação, um assunto que será discutido mais adiante).

Aumento na produção de calor

Embora a produção de calor (taxa metabólica) não possa ser diminuída aquém de um certo nível mínimo, o aumento da taxa metabólica permite uma ampla variação de ajustes. As principais vias pelas quais a produção de calor é aumentada são: (1) atividade muscular e exercício, (2) contrações musculares involuntárias (tremor) e (3) a chamada termogênese sem tremor. Este último termo refere-se a um aumento da taxa metabólica que ocorre sem que sejam observadas contrações musculares.

Para esclarecer a função do aumento da produção de calor, será considerado um modelo físico simples de um animal (Fig. 7.5). Uma caixa isolada é equipada com uma resistência que fornece calor a uma taxa H . A temperatura dentro da caixa (T_c) é, por esse motivo, mais elevada que a temperatura ambiental (T_a). Se a temperatura ambiental (T_a) for reduzida, a temperatura dentro da caixa poderá ser mantida somente pelo aumento da taxa de fornecimento de calor (H). O aumento de H deve ser proporcional ao aumento na diferença de temperatura, desde que o isolamento (ou condutância) na parede permaneça inalterada.

É exatamente a situação de um animal exposto ao frio. Quanto mais baixa a temperatura ambiental, maior será o aumento da taxa metabólica necessário para conservar o calor. Na figura 7.6 vemos que, abaixo de uma certa temperatura ambiental, denominada de *temperatura crítica inferior* (T_{ci}), a taxa metabólica aumenta linearmente com a redução da temperatura. Acima da temperatura crítica, a produção de calor, que não pode ser reduzida abaixo da taxa metabólica de repouso, per-

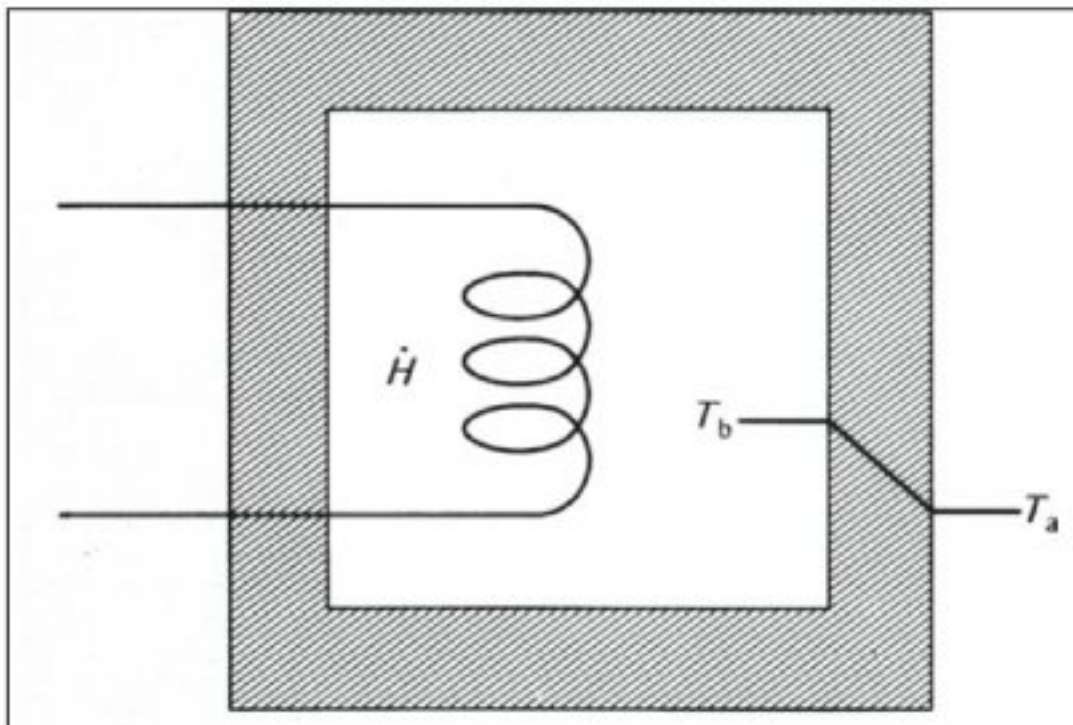


Fig. 7.5 Uma caixa isolada é mantida a uma dada temperatura (T_c) por meio de um aquecedor que fornece calor a uma taxa \dot{H} . Se a temperatura externa (T_a) for reduzida, T_c poderá ser mantida constante pelo aumento da taxa de fornecimento de calor, proporcional à diferença de temperatura ($T_c - T_a$). Este é um modelo de termorregulação em um mamífero.

manece constante ao mesmo tempo em que ocorre elevação da temperatura.

Se imaginarmos um animal que possa reduzir ainda mais sua taxa metabólica, cada vez menos calor seria necessário para conservá-lo aquecido à medida que a temperatura externa (T_a) fosse elevada. Quando T_a iguala-se à T_c , não há mais perda de calor por parte do animal e não há necessidade da entrada de calor para a manutenção de T_c . Isso é bem possível quando tomamos o modelo da figura 7.5; a reta que representa a perda de calor em relação à variação da temperatura do ar cruza com a abscissa quando T_c é igual a T_a . A reta que representa a produção de calor do mamífero na figura 7.6, da mesma forma, é extrapolada em direção à abscissa para cruzar com a temperatura corpórea.

Se quisermos comparar uma variedade de animais diferentes, isso pode ser feito de modo conveniente se for determinado para cada um deles um valor de 100% para a taxa metabólica de repouso. Tal foi feito na figura 7.7, na qual se pode observar que a maioria dos mamíferos tropicais apresenta temperaturas críticas entre +20 e +30°C; abaixo dessas temperaturas, a taxa metabólica aumenta rápido. Entretanto, os mamíferos do Pólo Ártico exibem temperaturas críticas muito mais baixas e um animal bem isolado termicamente, como a raposa, não aumenta sua taxa metabólica de modo significativo antes que a temperatura do ar esteja abaixo de -40°C.

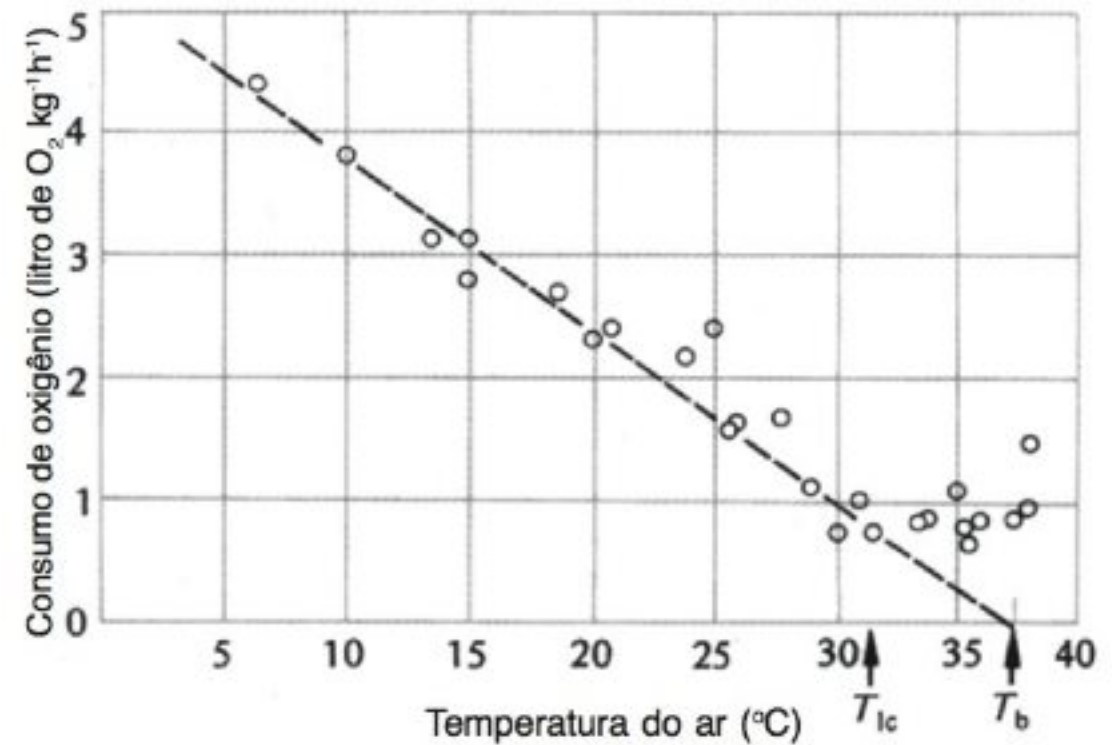


Fig. 7.6 O consumo de oxigênio de um gambá pigmeu (*Cercaetus nanus*) a várias temperaturas ambientais. Abaixo de um certo ponto, a temperatura crítica inferior (T_{ic}), o consumo de oxigênio aumenta linearmente com a redução da temperatura ambiental (Bartholomew e Hudson, 1962).

As inclinações das retas na figura 7.7 podem ser consideradas como uma expressão do termo de condutância (C) na equação até agora utilizada.* Como regra, os mamíferos tropicais apresentam alta condutância e os mamíferos do Ártico, baixa condutância (valores altos de isolamento). Conseqüentemente, um mamífero tropical, por sua alta condutância (baixo isolamento), precisa aumentar seu metabolismo de forma drástica, mesmo para uma redução moderada da temperatura.

Por exemplo, um macaco com uma temperatura corpórea de 38°C e uma temperatura crítica inferior de 28°C necessita duplicar sua taxa metabólica para uma redução adicional de 10° na temperatura, para 18°C. Por outro lado, um esquilo do Ártico, que possui uma temperatura crítica inferior de cerca de 0°C, não necessitará duplicar sua taxa metabólica até que a temperatura tenha sido reduzida à aproximadamente -40°C. A raposa do Ártico, com sua temperatura crítica inferior de -40°C, deve ser capaz de sustentar as temperaturas mais baixas medidas em climas do Ártico (-70°C), com menos de 50% de aumento na sua taxa metabólica.

* Quando os dados foram normalizados, admitindo-se um valor de 100% para a produção de calor de repouso, a inclinação nesse caso não indica a condutância em unidades absolutas.

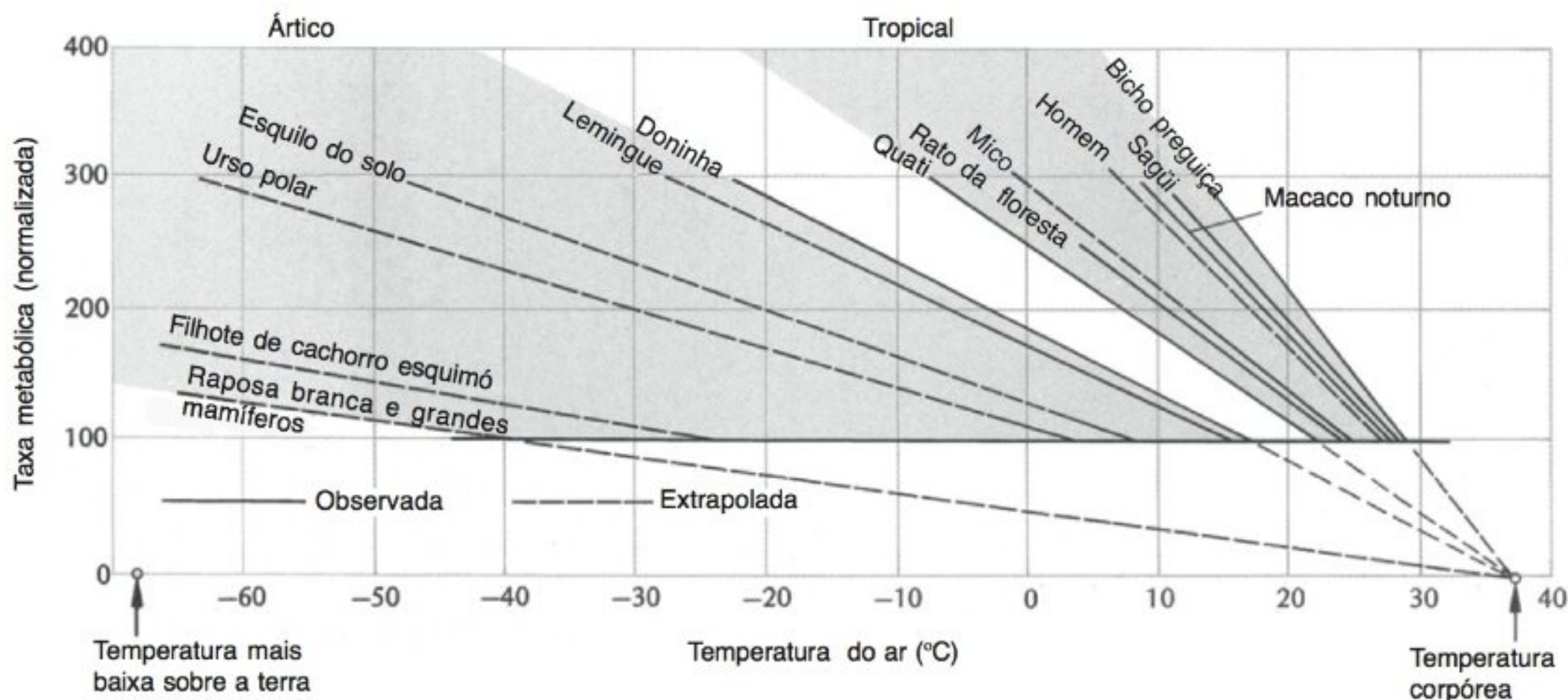


Fig. 7.7 A taxa metabólica de vários mamíferos em relação à temperatura do ar. A taxa metabólica normal de repouso para cada animal, na ausência de estresse pelo frio, assume aqui o valor de 100%. Qualquer elevação a uma temperatura mais baixa é expressa em relação a esse valor normalizado, possibilitando a comparação de animais muito diferentes (Scholander e col., 1950a).

A diferença entre animais tropicais e árticos está bastante evidente na figura 7.7. A largura da *zona de termoneutralidade** é muito maior para o animal ártico e a resposta metabólica ao frio é menos pronunciada que em mamíferos tropicais. No entanto, o modo como o gráfico foi elaborado induz a erro em alguns casos. Suponha que sejam examinados dois mamíferos de mesmo tamanho e valores de condutância iguais, mas que um apresente uma taxa metabólica na zona de termoneutralidade que é duas vezes maior que a do outro. Se, em vez de normalizar a taxa metabólica em 100%, forem colocados nos gráficos suas taxas metabólicas reais (Fig. 7.8), a temperatura crítica inferior será diferente para ambos animais, porém, abaixo dessa temperatura, os dois animais necessitam dispendir o mesmo número de calorias para se manterem aquecidos.

Portanto, é evidente que a localização da temperatura crítica inferior (a largura da zona de termoneutralida-

de) por si só não fornece informação suficiente a respeito da adequação da adaptação de um animal a condições climáticas frias. As informações sobre o nível da taxa metabólica de repouso, ou melhor, do valor da condutância, são também necessárias para a avaliação da relação entre metabolismo energético e termorregulação.

Condução, isolamento e espessura da pelagem

A condutância, no sentido que foi usado acima, é uma medida do fluxo de calor do animal para o meio. O termo compreende o fluxo de calor das partes profundas do corpo em direção à superfície da pele, e da superfície da pele, através da pelagem, em direção ao meio. Quando a condutância é baixa, o valor de isolamento é alto. De fato, o isolamento é o recíproco da condução.[†]

Nossa discussão está voltada a animais expostos ao frio, quando a pelagem é a principal barreira ao fluxo de calor. Os valores de isolamento da pelagem de vários

* A *zona de termoneutralidade* é o intervalo de temperatura dentro do qual a produção de calor metabólico não é afetada pela alteração de temperatura.

[†] A condutância de calor (fluxo de calor por unidade de tempo por unidade de área por grau de diferença de temperatura) tem as unidades $W\ m^{-2}\ ^\circ C^{-1}$ (ou $cal\ s^{-1}\ cm^{-2}\ ^\circ C^{-1}$). O isolamento é o recíproco da condutância e suas unidades são, então, $W^{-1}\ m^2\ ^\circ C$ (ou $cal^{-1}\ s\ cm^2\ ^\circ C$).

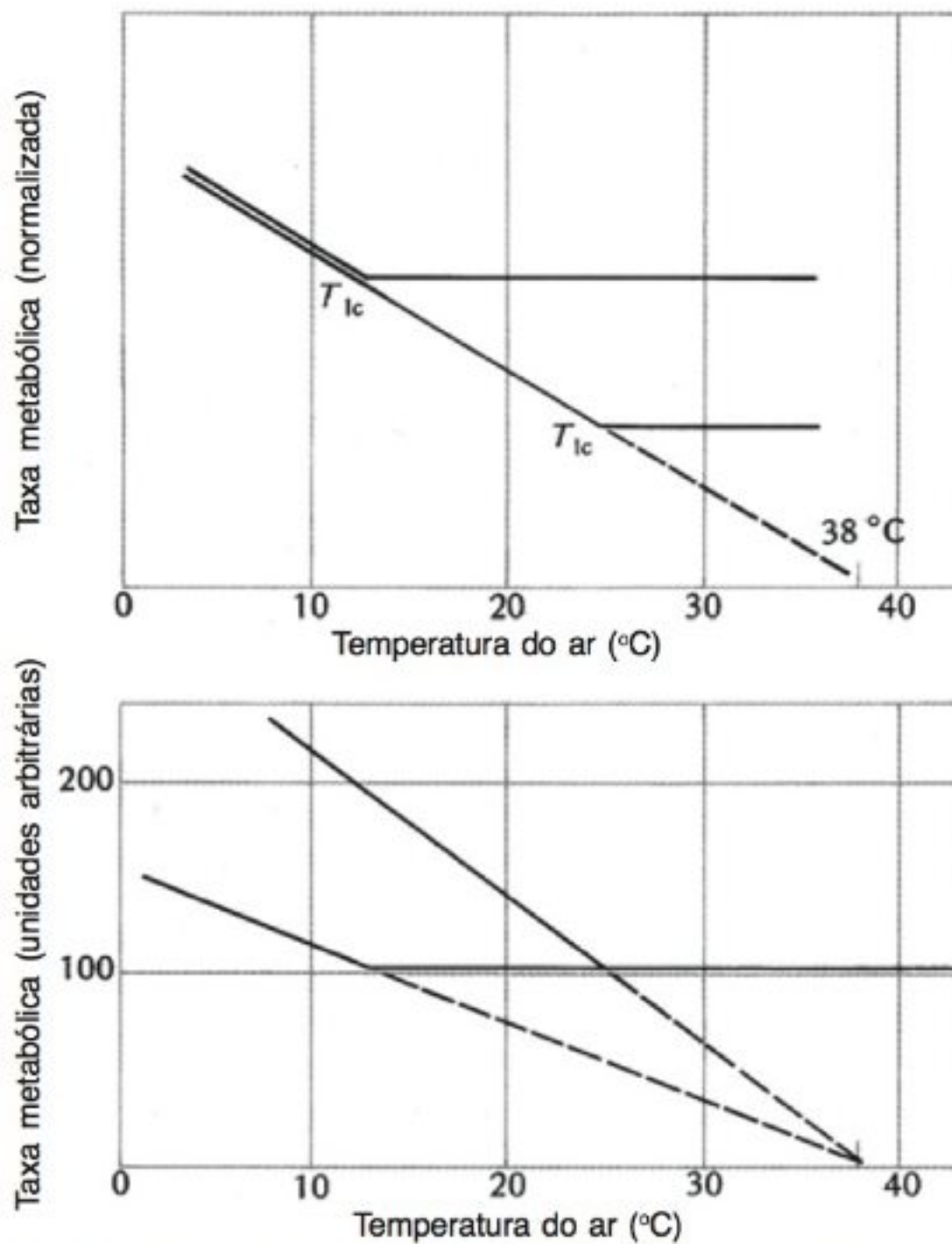


Fig. 7.8 Se dois animais possuírem a mesma temperatura corpórea e a mesma condutância, mas apresentarem taxas metabólicas diferentes, terão também temperaturas críticas inferiores distintas (no alto). Se suas taxas metabólicas forem normalizadas em 100%, tal procedimento sugerirá, de modo incorreto, que eles possuem diferentes valores de condutância (embaixo).

animais diferem muito. Alguns dados, plotados em relação à espessura da pelagem, são apresentados na figura 7.9. Como esperado, o valor de isolamento aumenta com a espessura da pelagem e atinge um máximo para alguns dos maiores animais que possuem pelagem espessa, tal como a raposa branca.

Entre os animais menores, há uma correlação nítida entre a espessura da pelagem (e isolamento) e o tamanho do animal. Um animal pequeno possui uma pelagem relativamente curta e leve, ou não conseguiria se movimentar. Isso é especialmente verdadeiro para os mamíferos menores, pequenos roedores e o musaranho. Devido ao isolamento relativamente pobre, esses animais necessitam tirar proveito de microclimas (p. ex., vivem em tocas), ou hibernam para escapar do problema da perda excessiva de calor.

O urso polar é interessante, pois sua pelagem aberta e grossa propicia um isolamento pobre em relação à sua espessura. Mais importante, quando a pele do urso polar é submersa em água gelada, a maior parte do valor de isolamento da pelagem é perdida, e a transferência de calor é 20 a 25 vezes mais rápida que no ar. Se a água for agitada (como aconteceria quando o urso nada), a perda de calor aumentará ainda mais, por volta de 50 vezes; isso ocorre porque a água penetra na superfície da pele, deslocando todo o ar da pelagem. Quando na água, o urso polar é ajudado pela gordura subcutânea, que proporciona isolamento (ver mais adiante neste capítulo).

A pele da foca apresenta uma pelagem pouco espessa, porém, a existência de uma camada grossa de gordura proporciona um isolamento considerável. Portanto, a diferença no valor de isolamento para a pele da foca no ar e na água não é muito grande. No ar, a pele da foca com a gordura aderida apresenta apenas um valor de isolamento ligeiramente melhor que o da pele do lemingue (isto é, na maioria das vezes, 60 a 70 mm da gordura isolam tão bem quanto 20 mm de pelagem). Quando a pele da foca é submersa em água, o valor de isolamento é reduzido, mas não tão drasticamente como para a pele do urso polar.

É bem conhecido que a espessura da pelagem dos animais altera-se com as estações do ano e que a pelagem de inverno é mais pesada e, presumivelmente, proporciona um melhor isolamento que a pelagem mais fina de verão. As alterações sazonais que foram medidas são maiores em grandes animais e relativamente insignificantes em pequenos roedores. Por exemplo, no verão, o urso preto perde 52% do valor de isolamento da sua pelagem de inverno (isto é, a pelagem de verão proporciona menos da metade do isolamento da pelagem de inverno). A menor alteração sazonal observada em um mamífero da região subártica foi uma redução de 12% do valor de inverno, no ratão do banhado (Hart, 1956).

Condutância em aves

Como foi visto, os valores de condutância para mamíferos no frio requerem que as taxas metabólicas aumentem proporcionalmente ao estresse imposto pelo frio. As retas que descrevem as taxas metabólicas a temperaturas baixas extrapolam para a temperatura corpórea, demonstrando que os mamíferos se encaixam no modelo proposto (Fig. 7.5).

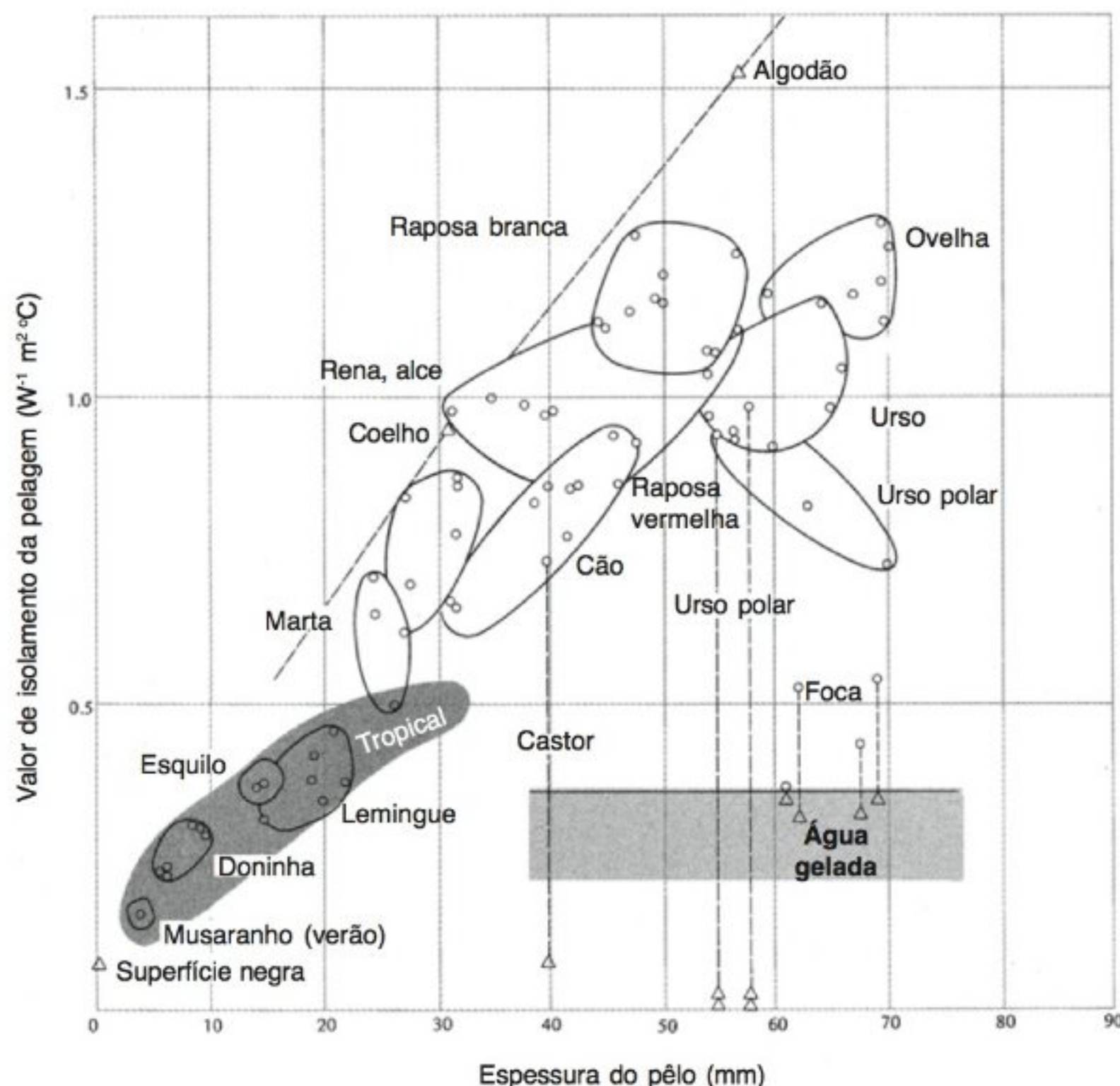


Fig. 7.9 O valor de isolamento da pelagem dos animais está relacionado à sua espessura. Em razão do fato de pequenos mamíferos necessariamente portarem uma pelagem relativamente curta, eles apresentam um isolamento pobre quando comparados a animais grandes. Os valores de isolamento da pelagem no ar são indicados por círculos abertos; valores para a pelagem submersa em água, por triângulos. Os valores de isolamento para a pelagem (ordenada) são medidos no ar ou água a $0^\circ C$, com a parte interna da pelagem mantida a $37^\circ C$. A linha tracejada inclinada representa os valores de isolamento do algodão com várias espessuras. Nesta figura, o valor de isolamento de uma pelagem com 4 cm de espessura é em torno de $1 W^{-1} m^2 ^\circ C$, que equivale a $41.840 \text{ cal}^{-1} s \text{ cm}^2 ^\circ C$. Para uma pelagem com 1 cm de espessura, o valor de isolamento será um quarto, ou $10.460 \text{ cal}^{-1} s \text{ cm}^2 ^\circ C$. Logo, o valor da condutância (o inverso do isolamento) é de $0,000096 \text{ cal s}^{-1} \text{ cm}^{-2} ^\circ C^{-1}$, que está de acordo com o valor para a pelagem relacionado na tabela 7.3 (Scholander e col., 1950b).

Para as aves, a situação não é tão simples. Algumas aves estão de acordo com o padrão dos mamíferos, com curvas metabólicas que extrapolam para a temperatura corpórea. Entretanto, outras aves afastam-se desse padrão. Por exemplo, a produção de calor metabólico dos pombos e cucos não aumenta na proporção esperada à temperatura ambiental baixa (Fig. 7.10). Para essas aves, a reta metabólica extrapola, não para a temperatura corpórea de cerca de $40^\circ C$, mas para uma temperatura muito mais elevada, bem acima de $50^\circ C$.

Há somente uma explicação possível para tal inclinação: as aves não seguem a equação simples $H = C(T_c - T_a)$, em que C permanece constante a baixa temperatura.

Um modo de explicar a reta de regressão observada é admitir que o valor de condutância (C) gradualmente diminui com a redução da temperatura ambiental (T_a). Outra maneira de obter uma alteração na inclinação é

permitir que a temperatura corpórea (T_c) diminua. As aves, representadas na figura 7.10, mantiveram temperaturas corpóreas normais e, portanto, a questão é a seguinte: como pode ocorrer alteração gradual da condutância à medida que a temperatura ambiental diminui?

Uma forma de reduzir a condutância é erguer as penas e retrair as patas e a cabeça o mais profundamente possível para dentro dessas; e isso é feito pelas aves no inverno. Uma outra maneira é permitir que os tecidos periféricos sofram uma queda considerável na temperatura, enquanto a temperatura central é mantida. A redução da temperatura do envoltório produz vários efeitos: a circulação no envoltório diminui, a sua espessura é aumentada e o volume do centro do corpo é reduzido. Cada uma dessas variáveis contribui para uma alteração na condutância e permite a manutenção da temperatura central.

Uma alteração na condutância pode, também, ser combinada com uma redução na temperatura central e

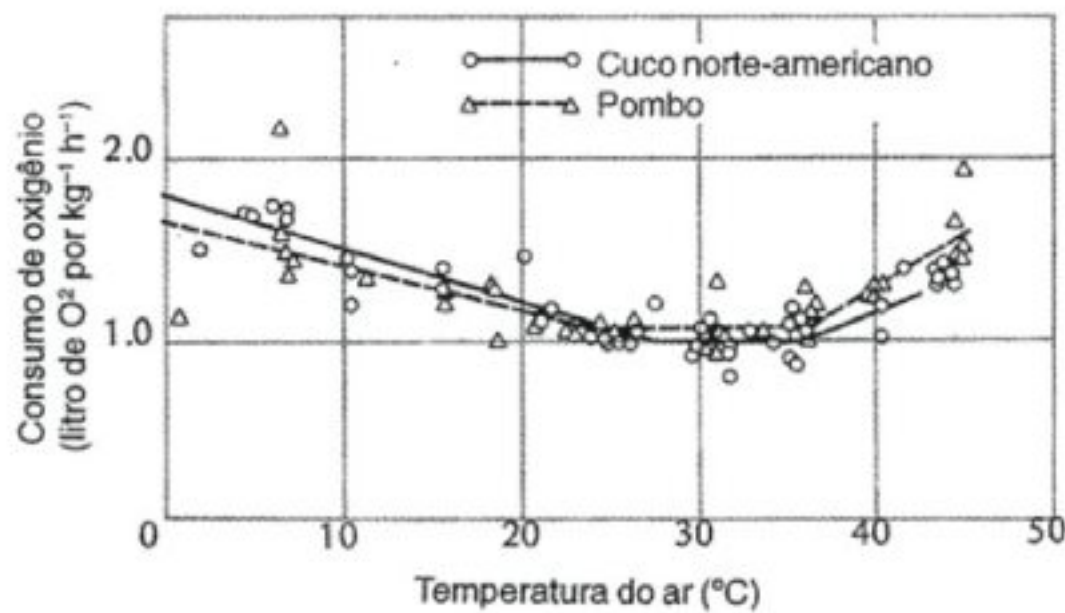


Fig. 7.10 O consumo de oxigênio do pombo e do cuco norte-americano aumenta em temperatura baixa, mas as retas de regressão não extrapolam para a temperatura corpórea do animal como comumente ocorre para mamíferos (Calder e Schmidt-Nielsen, 1967).

com isso seria obtida uma economia ainda maior. Pequenas aves em climas boreais têm problemas sérios no inverno. A temperatura ambiental é baixa, a neve recobre o solo e os dias são curtos, com somente umas poucas horas de fraca claridade. Como as pequenas aves enfrentam o inverno?

Estudos realizados na Noruega demonstram que o parulídeo (*Parus montanus*) faz uso da redução da condutância e de uma diminuição na temperatura central para sobreviver ao dia a dia no inverno. A diminuição da temperatura central é maior em temperatura ambiental baixa (Fig. 7.11) e pode ser da ordem de 10°C. Mesmo em uma temperatura ambiental tão elevada como 20°C, a queda pode ser em torno de 4°C, o que representa uma economia energética de 35%, em comparação ao que custaria para a manutenção da temperatura diurna durante a noite (Reinertsen e Haftorn, 1986).

A economia relativa à redução da temperatura central não é tão grande a temperaturas ambientais baixas, mas, em combinação com outras adaptações, permite que as aves permaneçam em regiões subárticas durante o inverno. As aves armazenam alimentos, encontram locais abrigados para empoleirar-se e assumem uma atitude de

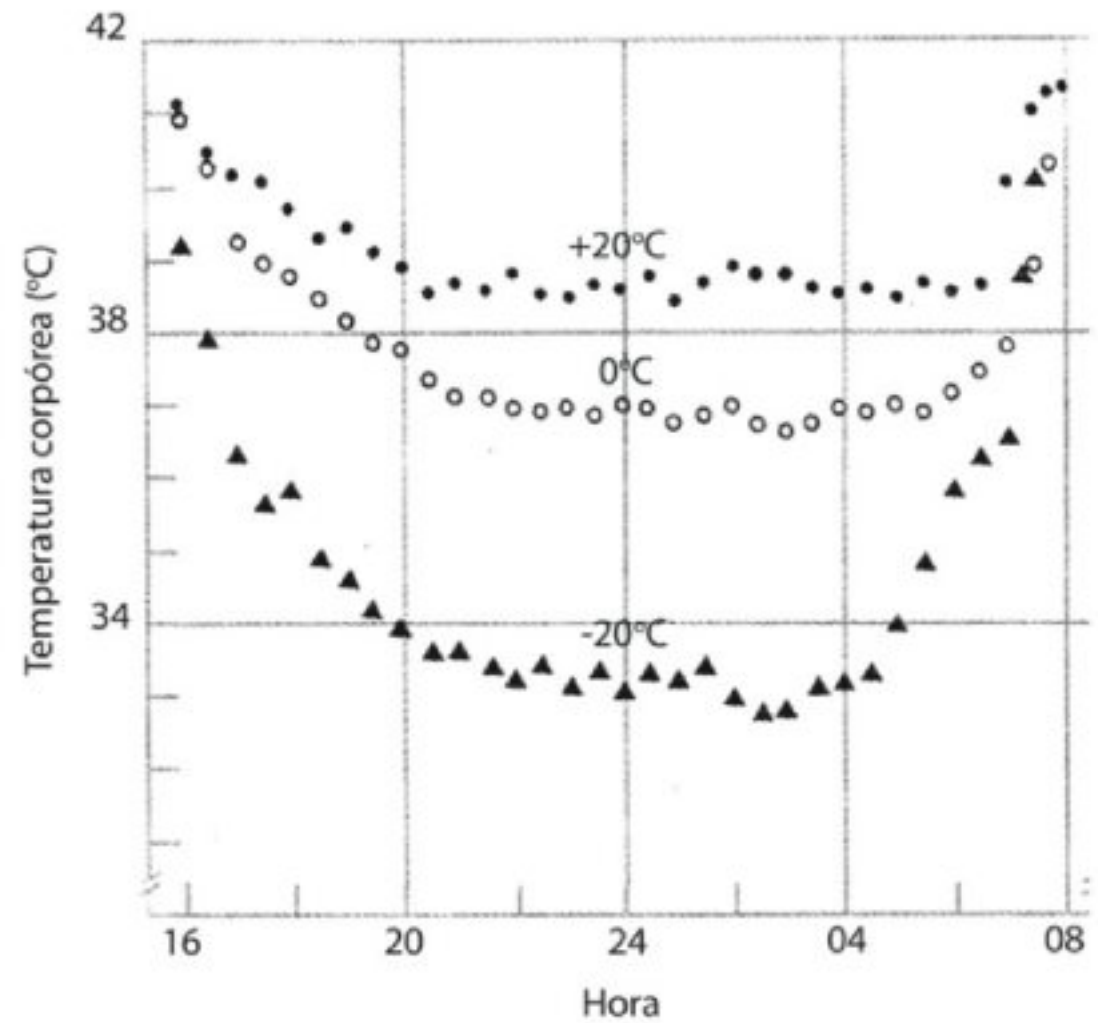


Fig. 7.11 A temperatura corpórea de um parulídeo (*Parus montanus*) durante as horas noturnas, a três temperaturas ambientais diferentes. Os registros vão desde o meio da tarde de um dia até a manhã seguinte (Reinertsen e Haftorn, 1986).

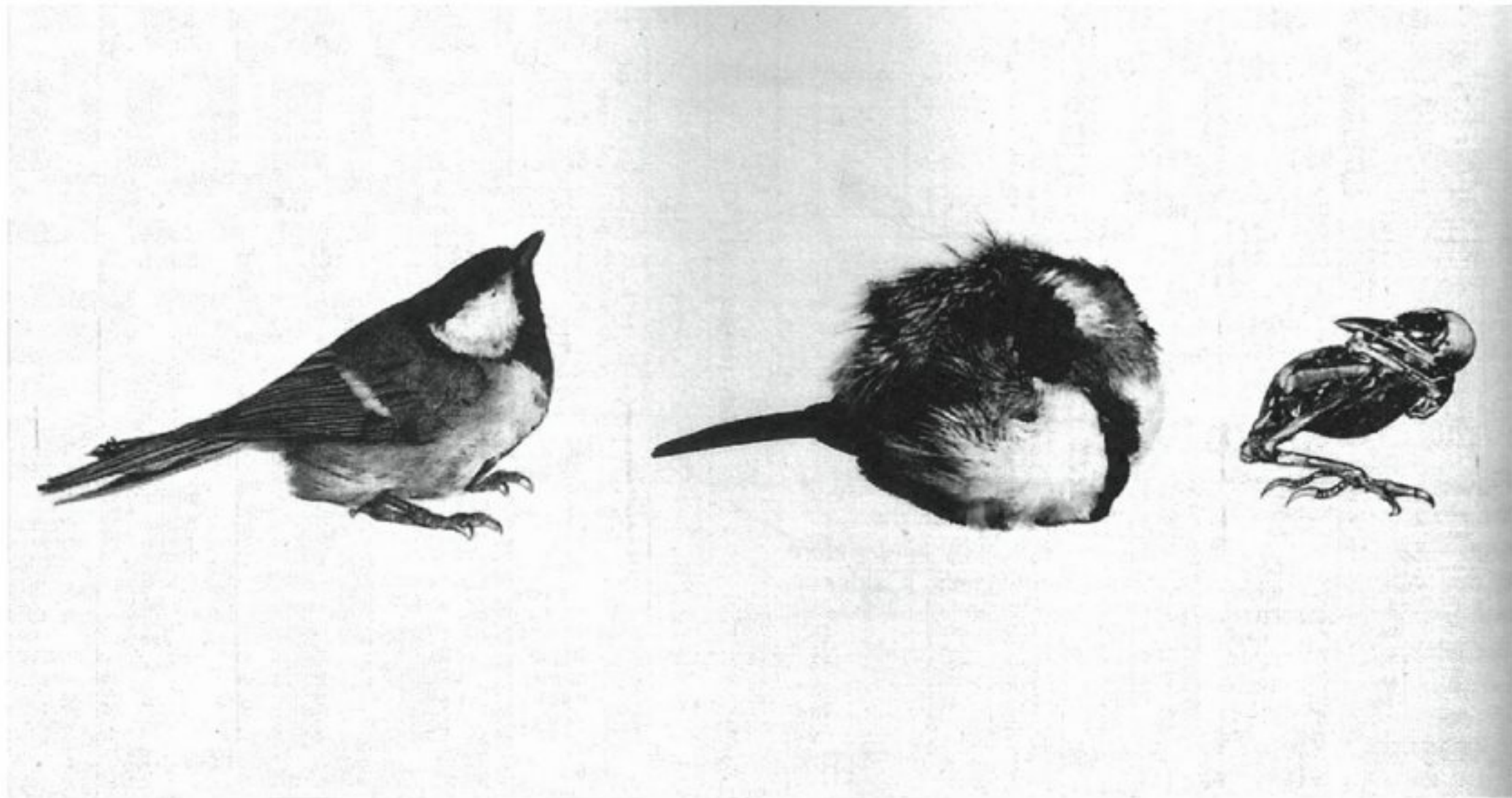
dormência, possibilitando a conservação de calor ao máximo.

Agrupamento

Entre os pingüins do Pólo Antártico, o mais surpreendente é o grande pingüim imperador (*Aptenodytes forsteri*), que vive sob condições mais frias que qualquer outra ave, além de possuir a característica única de reproduzir-se durante a metade do inverno.

Com a chegada do inverno, os pingüins imperadores partem do mar aberto, caminhando sobre o gelo por 50 ou 100 km, em direção ao platô de gelo permanente, para as colônias de pingüins. Lá, a fêmea põe um único ovo, que é colocado sobre os pés do macho, que permanece na colônia para chocar o ovo, enquanto a fêmea retorna ao mar para alimentar-se.

Durante a incubação sobre o gelo, o macho fica exposto por dois meses a temperaturas que podem ser de até -30 a -40°C, com fortes rajadas de vento. A fêmea, em geral, retorna à colônia com o estômago cheio, por volta da época da eclosão do ovo; ela alimenta o filhote enquanto o macho volta ao mar para alimentar-se.



PENAS ARREPIADAS O grande chapim (*Parus major*) é ilustrado, à esquerda, em sua posição diurna normal; no meio, ele é ilustrado à noite com suas penas arrepiadas ao máximo, para minimizar a perda de calor do corpo; à direita, ele está com a cabeça e o corpo na posição que ele assumia na foto do meio. (Cortesia de Johan B. Steen, Universidade de Oslo.)

Os pingüins imperadores podem se alimentar somente no mar e, para sobreviver durante o longo jejum, o macho inicia esse período com grandes depósitos subcutâneos de gordura. O jejum pode ultrapassar 100 dias e, ao seu final, o macho pode ter perdido mais de 40% do seu peso corpóreo inicial.

Quanta energia é necessária para a grande caminhada de ida e volta à colônia e para a manutenção do calor interno no frio antártico? E os pingüins, mantêm-se aquecidos? Essas perguntas foram temas de estudos detalhados (LeMaho e col., 1976; Pinshow e col., 1976).

Os pingüins realmente mantêm-se aquecidos; a temperatura corpórea permanece normal a 38°C durante todo o período de reprodução. Quanto combustível as aves necessitam para esse período e para a caminhada?

Um pingüim macho de grande porte pode pesar 35 kg quando deixa o mar e pode perder 15 kg ao término do jejum. A quantidade de energia necessária para o percurso pode ser determinada quando se treina pingüins a caminhar sobre uma esteira rolante no laboratório e se

mede o consumo de oxigênio. Foi demonstrado que a caminhada de 200 km à zona de reprodução e retorno ao mar requer o uso de cerca de 1,5 kg de gordura. O restante é suficiente para manter a ave aquecida por vários meses de jejum, enquanto ela choca o ovo?

Poder-se-ia esperar que os pingüins possuísem características fisiológicas que os distinguíssem de outras aves, como uma zona de termoneutralidade, que se estendesse a temperaturas extremamente baixas (isto é, uma condutância térmica muito baixa). Esse, porém, não é o caso. Os pingüins têm uma condutância térmica esperada para qualquer ave de mesmo tamanho e a temperatura crítica inferior acha-se a -10°C, bem acima das temperaturas antárticas usuais no inverno. A taxa metabólica dos pingüins, sob condições de laboratório, em temperaturas semelhantes às naturais, sugere que talvez 25 kg de gordura seriam necessários para manter o calor interno durante o inverno, excedendo consideravelmente as reservas que mesmo um macho grande possui.



AGRUPAMENTO DE PINGÜINS Filhotes do pingüim imperador fotografados nos campos de reprodução recobertos de gelo da Antártica. Os filhotes aglomeram-se e, assim, reduzem a área superficial exposta ao ar frio. Esse comportamento causa uma redução substancial no custo metabólico para manutenção do calor interno em climas frios. O grupo nesta foto contém aproximadamente 50 aves; alguns ergueram a cabeça, momentaneamente, para ver o fotógrafo. (Cortesia de Yvon LeMaho, CNRS, Strasbourg, França.)

A aparente contradição é explicada pelo comportamento dos pingüins nas colônias, que se aglomeram em grandes grupos e chegam a contabilizar vários milhares. A taxa metabólica dos pingüins, quando agrupados, não foi determinada, mas a perda de peso, que presumivelmente resulta do metabolismo de gordura, é um bom indicador. Pingüins imperadores isolados no frio perdem aproximadamente 0,2 kg por dia; pingüins agrupados perdem somente metade disso, cerca de 0,1 kg. O agrupamento ajuda e é fácil de entender o porquê. Ao invés de ficar exposta ao frio completamente, parte

substancial da superfície de cada ave está em contato com os pingüins vizinhos; e, quando dois corpos têm a mesma temperatura, não há fluxo de calor entre eles. É óbvio que o agrupamento é um pré-requisito para a sobrevivência e para o êxito da reprodução. O porquê de os pingüins imperadores escolherem reproduzir-se durante o inverno é outra pergunta que permanece sem resposta.

Outros animais também se agrupam para manter o calor, embora possam ser menos espetaculares que os pingüins. O agrupamento reduz a superfície exposta,

reduzindo dessa maneira o estresse ao frio e as demandas metabólicas para a produção de calor. Isso é de particular importância para os mamíferos recém-nascidos e filhotes de aves que vivem juntos em uma ninhada: eles podem permanecer aquecidos na ausência dos pais por períodos mais prolongados e a diminuição da dependência, em animais imaturos, do uso de energia para a produção de calor permite um crescimento mais rápido.

Isolamento em mamíferos aquáticos

Muitas focas e baleias vivem e nadam em águas quase congeladas dos mares antártico e ártico. Não somente as temperaturas são baixas, mas a água apresenta condutância e capacidade térmicas altas. A perda de calor na água é, por isso, muito superior que no ar, à mesma temperatura. O coeficiente de condutividade térmica da água é em torno de 25 vezes o do ar, porém, como a convecção, tanto livre quanto forçada, tem um papel fundamental, o poder de resfriamento da água pode ser, sob certas circunstâncias, até mesmo maior; 50 ou até 100 vezes superior ao do ar.

O que podem fazer focas e baleias em relação ao equilíbrio térmico frente a tal poder de resfriamento? Evidentemente, elas suportam bastante bem, pois ambas são muito mais numerosas em águas frias que nos trópicos. Como não podem fazer nada em relação à temperatura da água (exceto buscarem mares mais aquecidos), elas têm uma escolha limitada. Poderiam (1) viver com uma temperatura corpórea mais reduzida, (2) aumentar a taxa metabólica para compensar a perda de calor, ou (3) aumentar o isolamento do corpo para reduzir a perda de calor.

Em relação à temperatura corpórea, focas e baleias são semelhantes a outros animais homeotérmicos; a temperatura corpórea encontra-se em torno de 36 a 38°C (Irving, 1969). Portanto, devemos buscar outras possibilidades para explicar como elas conseguem viver em águas geladas.

A taxa metabólica foi medida em várias espécies de focas e em alguns golfinhos (botos), porém, em nenhuma das grandes baleias, que são, sem dúvida, difíceis de manejar como animais experimentais. A maioria desses animais possui uma taxa metabólica de repouso cerca de duas vezes superior ao esperado para seus tamanhos corpóreos (Irving, 1969). Na foca harpa (*Phoca*

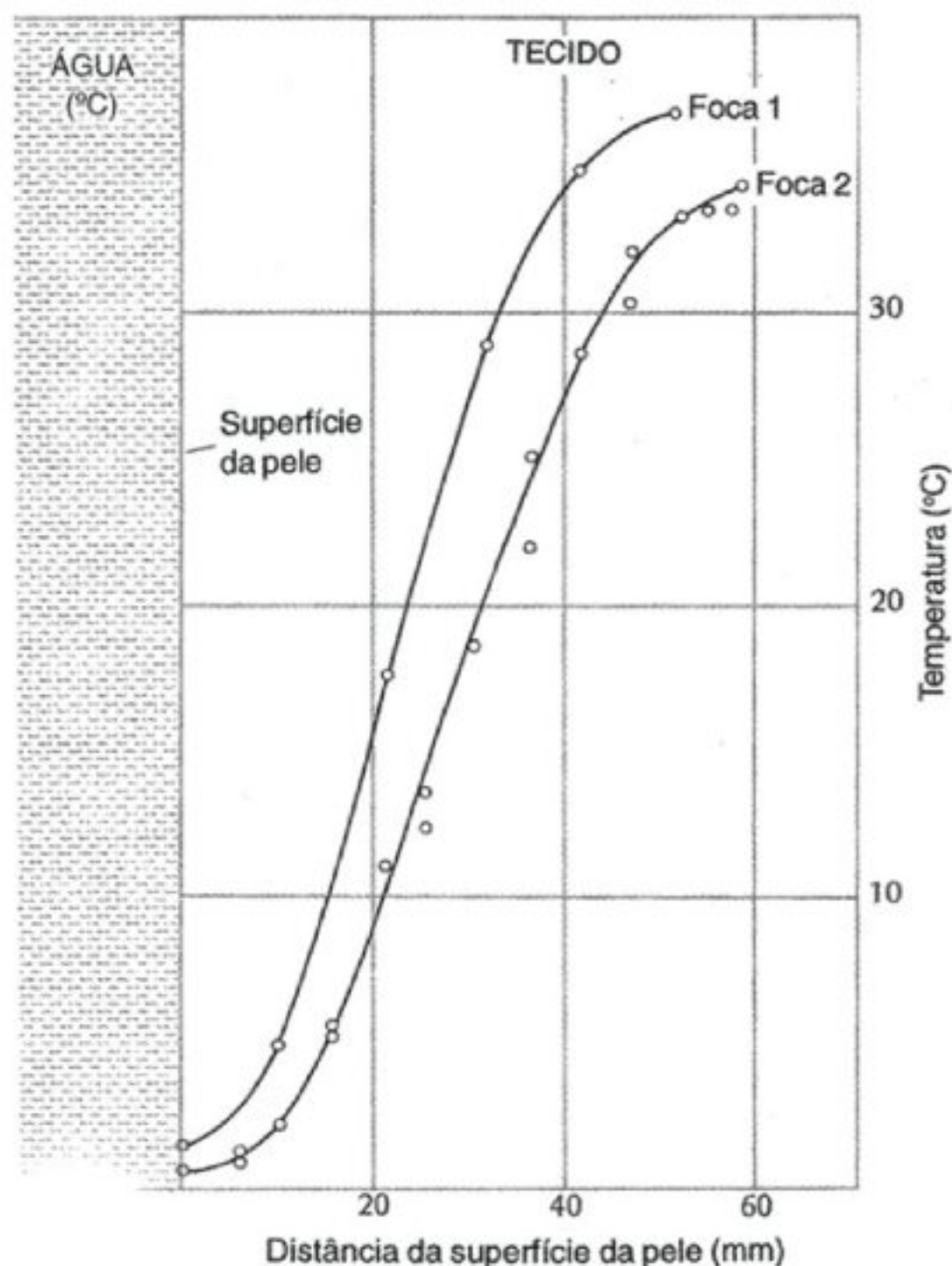


Fig. 7.12 A temperatura da superfície da pele de uma foca submersa em águas geladas é aproximadamente idêntica à da água. A maior parte do isolamento é propiciado por uma espessa camada de gordura (Irving e Hart, 1957).

groenlandica), uma espécie do Ártico, a taxa metabólica permanece a mesma em água com temperaturas decrescentes, até atingir o ponto de congelamento; em outras palavras, mesmo a água mais fria não causa um aumento da perda de calor o suficiente para aumentar a produção do mesmo. A temperatura crítica inferior para a foca harpa na água é, portanto, abaixo da de congelamento e não foi determinada (Irving e Hart, 1957).

A terceira possibilidade, um isolamento efetivo, é evidentemente a principal solução para o problema. Focas e baleias possuem camadas espessas de gordura subcutânea que constituem a principal forma de isolamento. Medidas da temperatura da pele sustentam esse conceito, pois a temperatura na superfície da pele é aproximadamente idêntica à da água (Fig. 7.12). Se a

temperatura da superfície da pele for aproximadamente a mesma da água, pouco calor poderá ser transferido para a água. O gradiente de temperatura é mantido pela camada de gordura e à profundidade de cerca de 50 mm (a grosso modo, a espessura da camada de gordura), a temperatura encontra-se próxima à temperatura corpórea central.

Em mamíferos terrestres do Ártico, os gradientes de temperatura são diferentes. A temperatura superficial da pele abaixo da pelagem encontra-se regularmente a poucos graus da temperatura central (Irving e Krog, 1955) e a maior parte do isolamento reside, portanto, fora da superfície da pele. O urso polar, cuja pelagem perde a maior parte do seu valor de isolamento na água, também possui uma camada substancial de gordura que parece ser de grande importância quando o urso nada em águas geladas. Sem a camada de gordura, a vida semi-aquática seria impossível (Øritsland, 1970).

Se as focas e as baleias são tão bem isoladas, como conseguem evitar o aquecimento excessivo quando a água é mais quente ou quando a taxa metabólica é aumentada durante a natação rápida? Se uma foca for tirada da água e colocada no ar, a temperatura cutânea aumentará consideravelmente (Fig. 7.13). A temperatura da pele mais elevada é necessária para a dissipação de calor para o ar, devido ao poder de resfriamento reduzido do ar em relação à água. A elevação da temperatura cutânea resulta de um aumento do fluxo sangüíneo, através da camada de gordura, em direção à superfície da pele, a qual possui um bom suprimento de vasos sangüíneos. O sistema de vasos sangüíneos cutâneos permite uma regulação precisa da quantidade de calor que atinge a superfície da pele e que, como consequência, é perdido para o meio.

Podemos perceber agora que a principal diferença no isolamento entre mamíferos aquáticos e terrestres é que o isolante dos mamíferos aquáticos (a gordura) está localizado na face interna da superfície de dissipação de calor. Portanto, o sangue pode ser desviado do isolante e a dissipação de calor, durante esforço intenso ou em águas quentes, torna-se independente do isolante. Por outro lado, animais terrestres possuem o isolante localizado na face externa da pele. Logo, não podem modular, em grande parte, a perda de calor da superfície geral da pele quando necessitam dissipar o excesso de calor para o meio (Fig. 7.14).

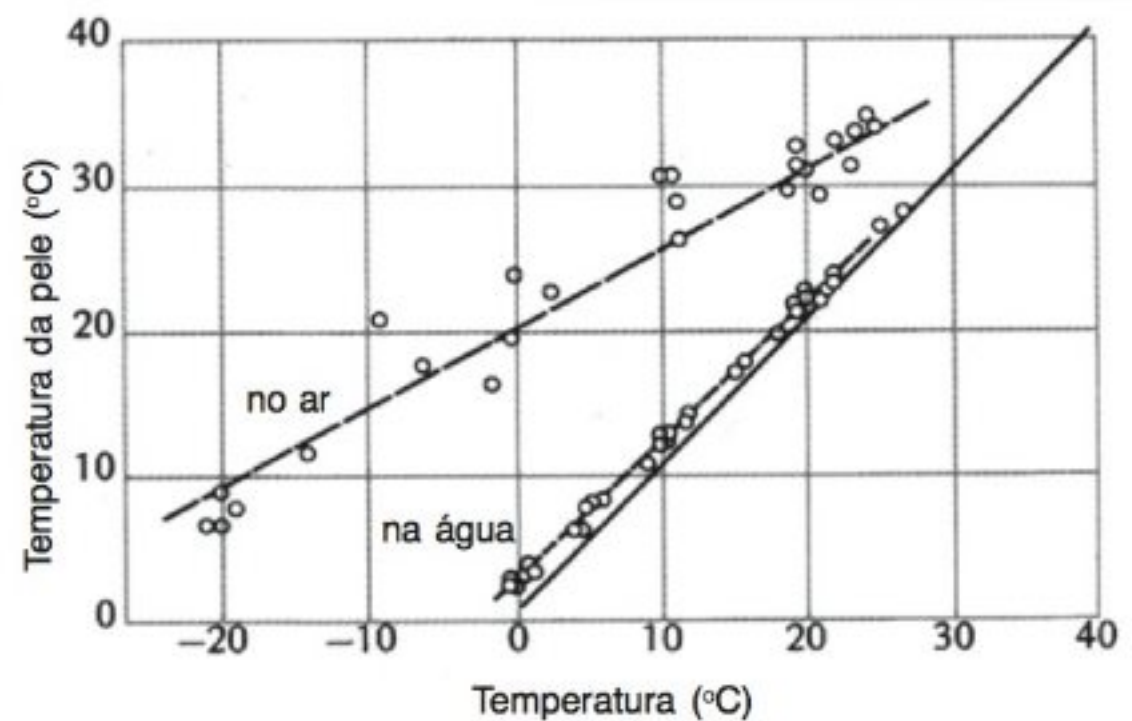


Fig. 7.13 A temperatura da superfície da pele de focas no ar e na água. A linha contínua indica a equivalência das temperaturas da pele e do meio (Hart e Irving, 1959).

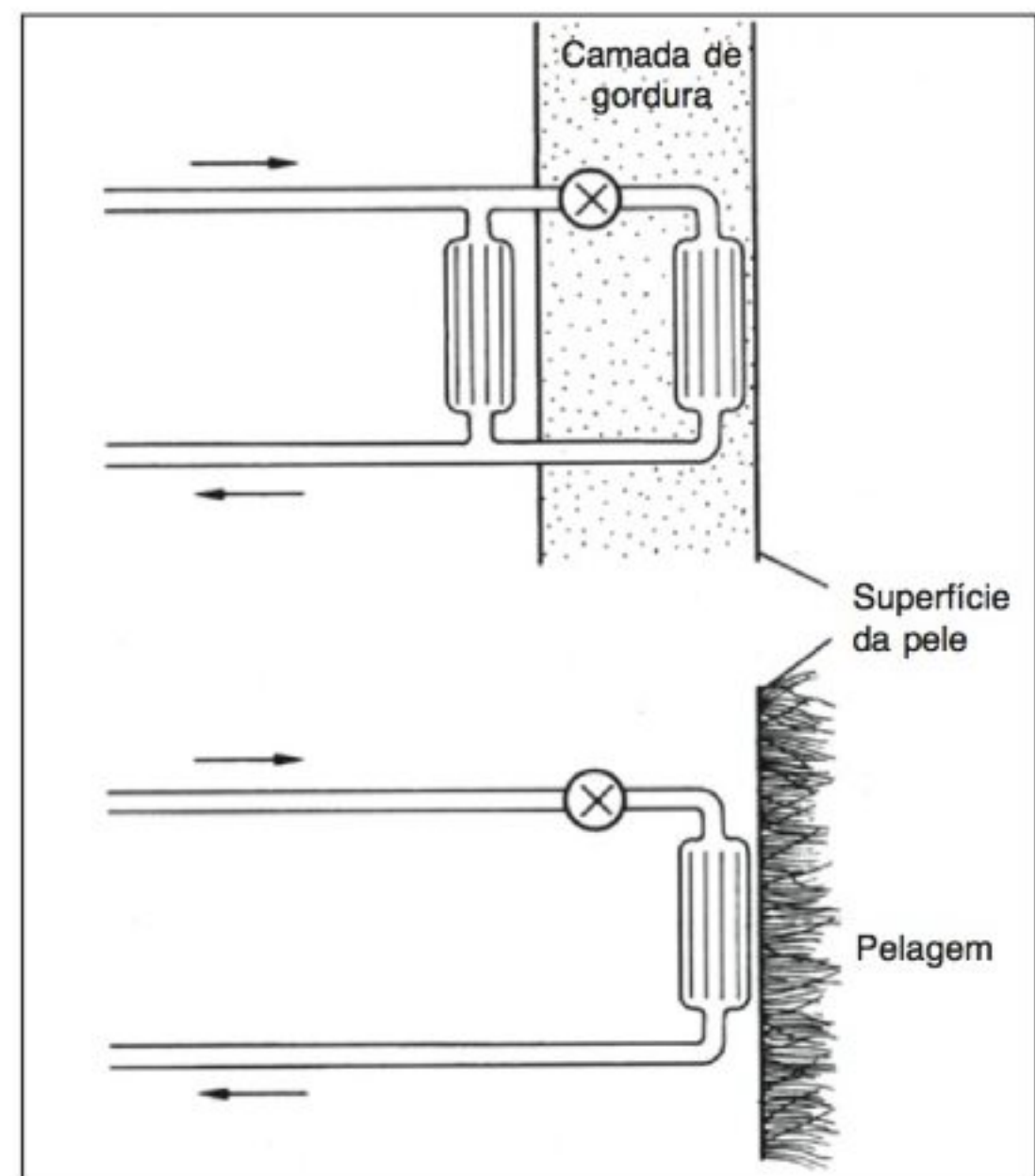
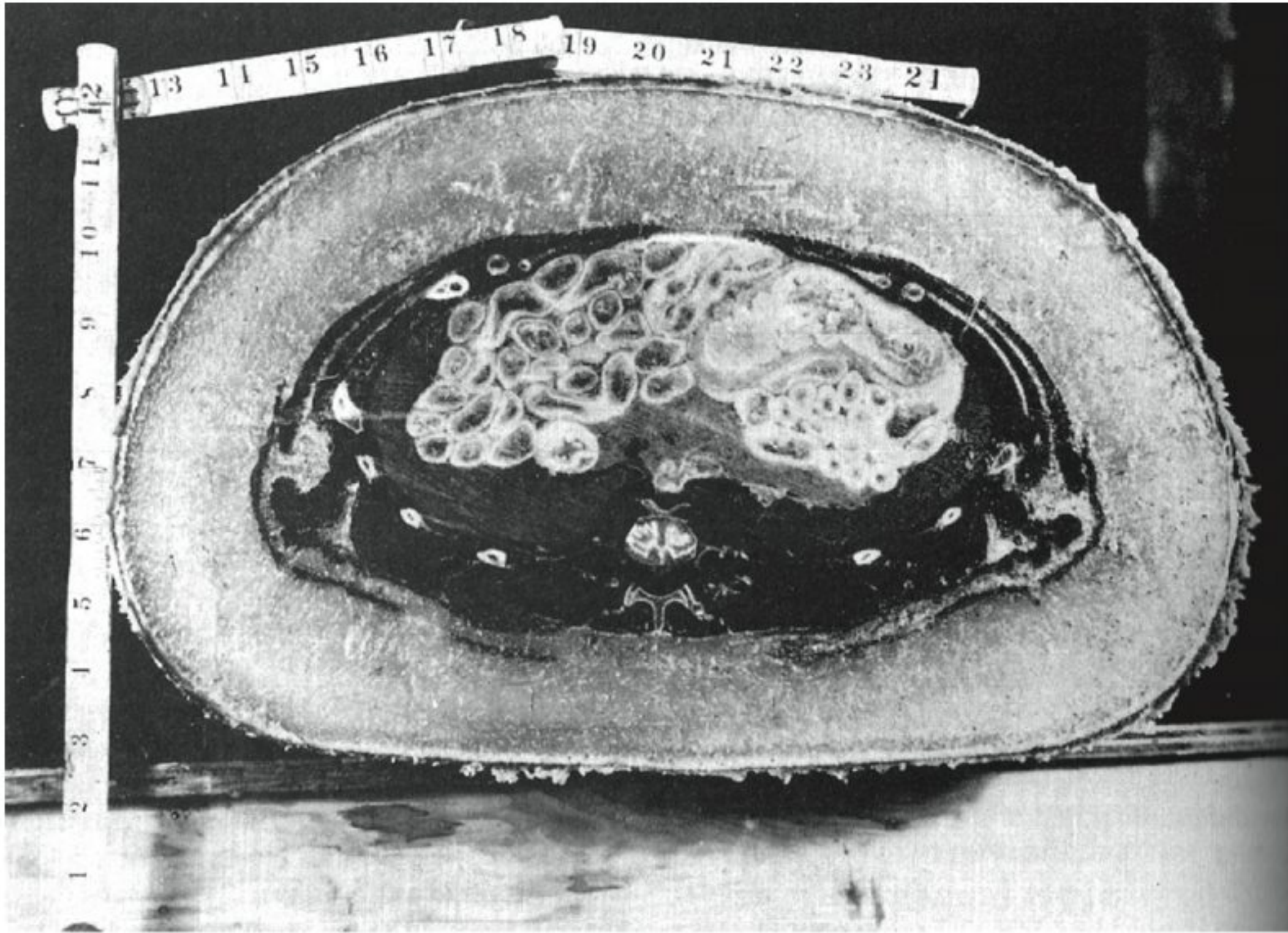


Fig. 7.14 O isolamento proporcionado pela camada de gordura pode ser evitado quando a necessidade de dissipação de calor aumenta. Em contraste, a pelagem está localizada na superfície da pele e seu valor de isolamento não pode ser drasticamente alterado por um desvio da circulação.



GORDURA DA FOCA Esta secção transversal de uma foca congelada apresenta a camada espessa de gordura. Da área total na foto, 58% são gordura e os restantes 42% são músculos, ossos e órgãos viscerais. A vareta de medir está graduada em polegadas. (Cortesia de P.F. Scholander, Universidade da Califórnia, San Diego.)

Distribuição do material isolante

Devemos recordar que a pelagem dos animais árticos não consegue isolar de modo uniforme todas as partes do corpo; esses animais também necessitam de superfícies a partir das quais o calor possa ser dissipado, principalmente durante o esforço. Como a principal parte do corpo é bem isolada para a retenção máxima de calor, eles precisam de áreas recobertas com pele fina nos pés, face e outras localizações periféricas, a partir das quais possa ocorrer perda de calor quando aumenta a demanda para dissipá-lo.

Estimativas da fração da área superficial do corpo, que é recoberta por pêlos de espessuras diferentes, su-

gerem que alguns animais possuem uma flexibilidade considerável na regulação de sua condutância por alterações de postura. Estimativas obtidas a partir de um guanaco macho (um parente da lhama) são apresentadas na tabela 7.4 e em forma de diagrama na figura 7.15 (Morrison, 1966).

Como a condutância de calor através da pelagem é inversamente proporcional à sua espessura, as áreas quase nuas podem, potencialmente, transferir muito mais calor que as áreas forradas intensamente por pêlos. Com os membros estendidos e suas superfícies completamente expostas, as áreas nuas servem como “janelas de calor” que podem ser responsáveis por mais da metade da transferência de calor total.

Tabela 7.4 Compartimentalização das áreas superficiais, com pelagem de espessuras diferentes, no guanaco da América do Sul (*Lama guanicoe*). Aproximadamente 40% da área é recoberta por uma pelagem espessa, mas 20% é quase nua, permitindo uma extensa modulação da dissipação de calor (Morrison, 1966).

	Profundidade da pelagem (mm)	Percentual de área total da pele
Quase desnuda	1	19
Pêlo curto	4	20
Pêlo de comprimento médio	15	20
Pêlo comprido	30	41

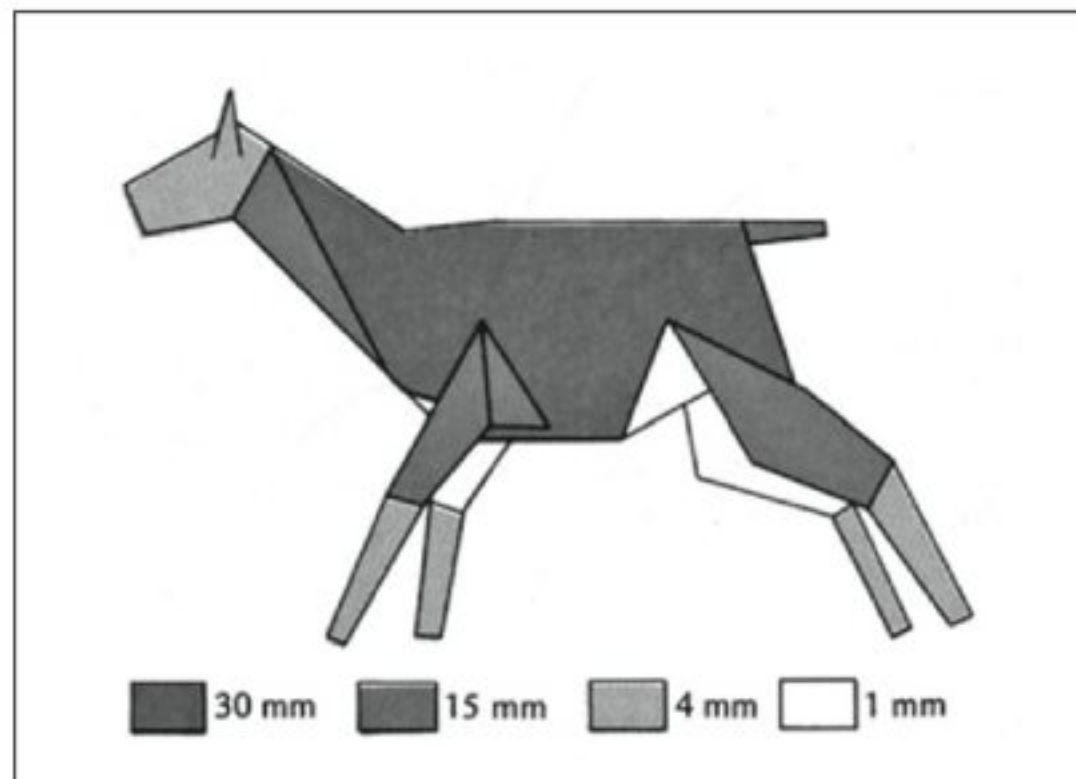


Fig. 7.15 Distribuição da pelagem de espessuras diferentes sobre a superfície do corpo do guanaco. As áreas do diagrama são proporcionais às áreas medidas no animal (Morrison, 1966).

Um guanaco deitado ou em pé, numa posição normal, apresenta na parte interna das pernas áreas nuas em oposição, reduzindo pela metade a superfície de transferência de calor. Se o animal se enrolasse para cobrir o máximo possível as áreas remanescentes de pêlo curto, a condutância de superfície seria mínima: somente um quinto da do animal estendido. Outros animais apresentam áreas similares de pouco pêlo cuja função na transferência de calor pode ser modulada pela alteração da exposição e do fluxo sanguíneo para essas áreas, propiciando, desse modo, uma maior flexibilidade na regulação da perda de calor.

Trocadores de calor

As focas e baleias possuem nadadeiras sem camada de gordura e com isolamento térmico precário. Esses apêndices são supridos adequadamente por vasos sanguíneos e recebem um grande aporte de sangue. Isso significa que essas estruturas relativamente delgadas, com amplas áreas superficiais, podem perder quantidades substanciais de calor, auxiliando na sua dissipação; mas como é possível evitar a perda excessiva de calor a partir das nadadeiras quando há a necessidade de conservação? Se o sangue que retorna ao centro do corpo a partir desses apêndices estivesse a uma temperatura próxima da de congelamento, as partes mais profundas do corpo rapidamente se resfriariam.

A perda excessiva de calor do sangue nas nadadeiras é evitada pela estrutura especial dos vasos sanguíneos, que estão dispostos de forma a funcionar como trocadores de calor. Na nadadeira da baleia, cada artéria é totalmente circundada por veias (Fig. 7.16) e, à medida que o sangue arterial quente flui para as nadadeiras, ele é resfriado pelo sangue venoso frio que o circunda por todos os lados. Portanto, o sangue arterial atinge a periferia pré-resfriada e perde pouco calor para a água. O calor é transferido para o sangue venoso, que desta maneira é pré-aquecido antes de penetrar novamente no resto do corpo. Se a troca de calor for eficiente, o sangue venoso poderá atingir temperaturas próximas às arteriais e, assim, contribuir praticamente para o não resfriamento do centro. Esse tipo de trocador de calor é conhecido como *trocador de calor por contracorrente*, pois o sangue circula em direções opostas nas duas correntes (Scholander e Schevill, 1955).

Um diagrama do trocador de calor por contracorrente pode ajudar na compreensão do seu funcionamento (Fig. 7.17). Suponha que um tubo de cobre conduza água a 40°C em uma serpentina suspensa num banho gelado e que a água retorne a um segundo tubo localizado em contato com o primeiro, de forma que o calor seja facilmente conduzido entre eles. Quando a água deixa a serpentina, ela está bastante próxima à temperatura do banho gelado, 0°C. Como essa água circula adjacente ao tubo mais quente, que desemboca na serpentina, ela recebe calor e, assim, a água que entra é resfriada. Após algum tempo, é atingido um estado de equilíbrio de temperaturas, que pode ser como indicado no diagrama, dependendo das condições para a troca de calor entre os dois tubos e de seus comprimentos.

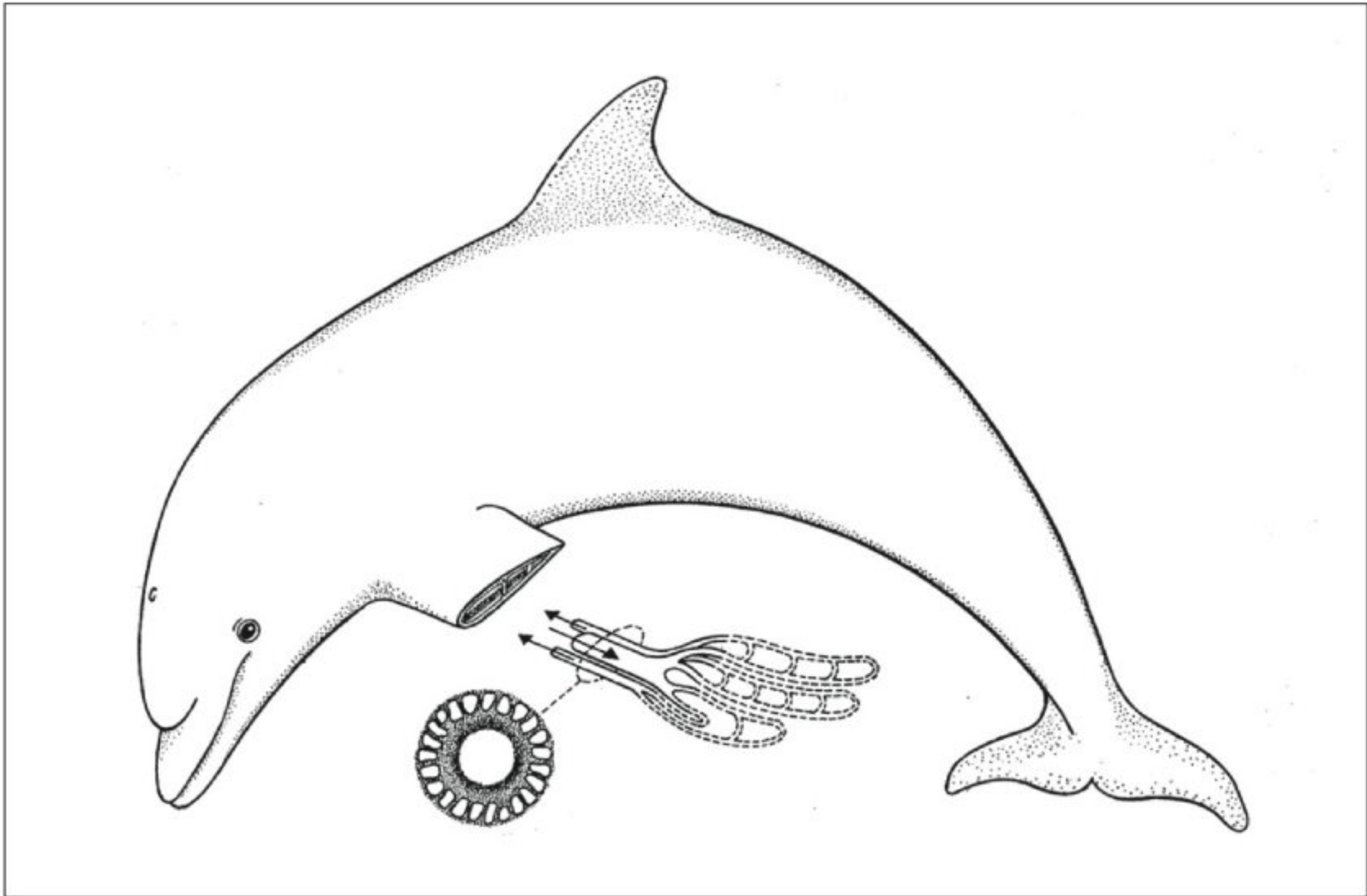
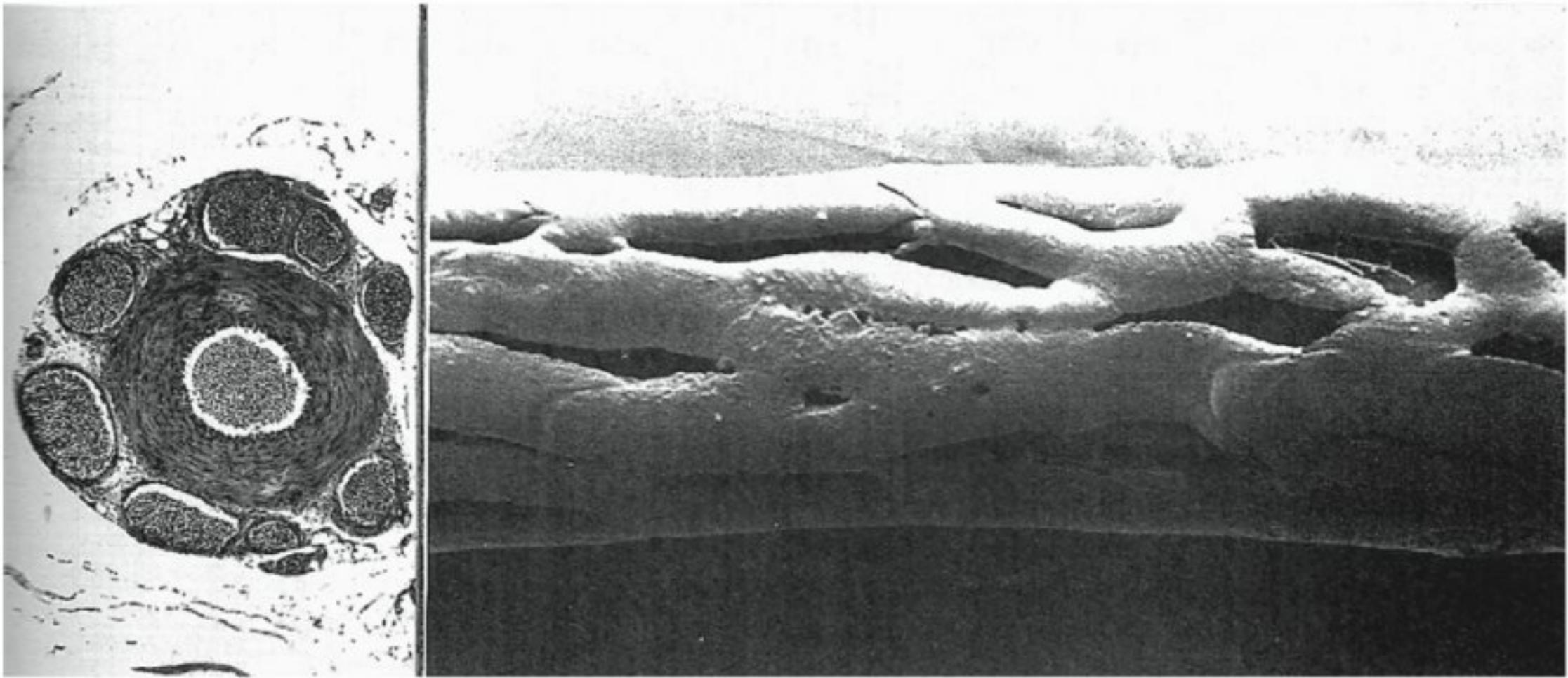


Fig. 7.16 Nas nadadeiras de um golfinho (boto), cada artéria é circundada por várias veias. Essa disposição permite que o sangue venoso seja aquecido pela transferência de calor do sangue arterial, antes de penetrar novamente no resto do corpo.

Para animais que nadam em águas quentes, a dissipação é um problema maior que a conservação de calor. A disposição anatômica do trocador de calor é tal que um aumento no aporte sanguíneo e um aumento na pressão arterial causam o aumento do diâmetro da artéria central e isso, por sua vez, provoca a compressão e oclusão das veias adjacentes. O sangue venoso deve então retornar em veias alternativas, que estão localizadas próximas à superfície da nadadeira. Como o trocador de calor é agora evitado, o sangue arterial perde calor para a água e o sangue venoso retorna sem ser aquecido novamente, resfriando, portanto, o centro do corpo. Dessa maneira, o sistema

circulatório da nadadeira pode funcionar tanto na conservação quanto na dissipação de calor.

É interessante que tais trocadores de calor por contracorrente são encontrados em muitos outros animais. Por exemplo, peixes-boi que vivem em águas tropicais e subtropicais possuem trocadores de calor em seus apêndices. Isso poderia parecer desnecessário, pois eles vivem em águas quentes, mas os peixes-boi movimentam-se lentamente e têm taxas metabólicas relativamente baixas para seu tamanho e, portanto, teriam dificuldades, a menos que pudessem reduzir a perda de calor através de seus apêndices.



VASOS SANGÜÍNEOS EM UMA PATA DE AVE Secção transversal (esquerda) é vista da superfície dos vasos sangüíneos em uma pata de uma gralha européia (*Corvus frugilegus*), uma ave semelhante ao corvo. A artéria de paredes grossas localizada no centro é cercada por várias veias de paredes delgadas que se ramificam e anastomosam-se, recobrando quase toda a artéria (direita). O diâmetro da estrutura é de 2 mm. (Cortesia de Uffe Midtgard, Universidade de Copenhagen.)

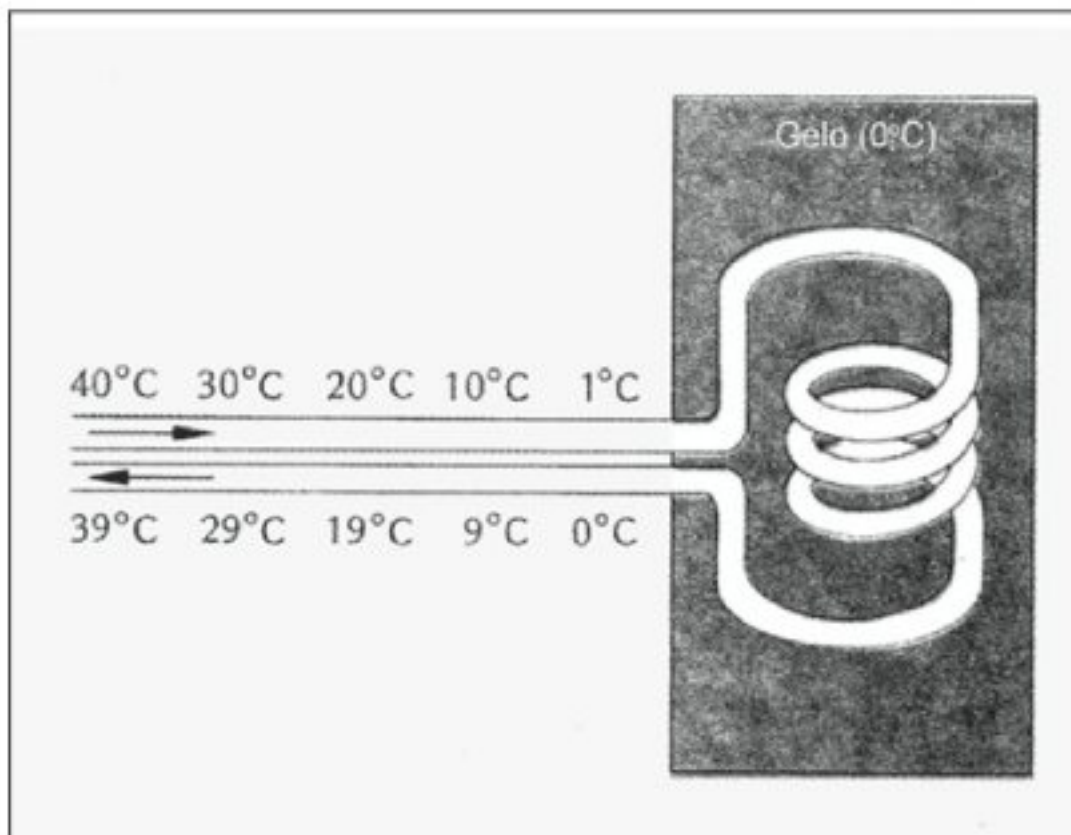


Fig. 7.17 Modelo de um trocador de calor por contracorrente. Neste caso, o calor é conduzido da água que entra para a que sai, de forma que, na condição de equilíbrio, a água que sai é pré-aquecida em 1°C em relação à água que entra. Para explicação, ver texto.

Trocadores de calor nos membros não estão restritos a animais aquáticos; ocorre troca de calor até mesmo nos membros humanos, entre as principais artérias e as grandes veias adjacentes, de localização profunda nos tecidos. Em ambientes frios, a maior parte do sangue venoso dos membros retorna nessas veias profundas, porém, em ambientes quentes, grande parte do sangue venoso retorna em veias superficiais sob a pele, sendo, portanto, desviada da troca de calor com a artéria (Aschoff e Wever, 1959).

Em aves, a troca de calor nas patas é muito importante, principalmente para aves que pousam ou nadam em águas frias. A não ser que o sangue circulante nessas superfícies periféricas de pele delgada passe por um trocador, a perda de calor seria realmente muito grande. Entretanto, por causa do trocador, a perda de calor é mínima. Uma gaivota, com suas patas colocadas em água gelada por duas horas, perde somente 1,5% da sua produção de calor metabólico através destas, uma perda bastante insignificante (Scholander, 1955).

Mesmo alguns animais tropicais possuem trocadores de calor em seus membros. No bicho preguiça, a artéria que irriga a porção anterior da pata divide-se em várias dúzias de pequenas artérias paralelas, que são

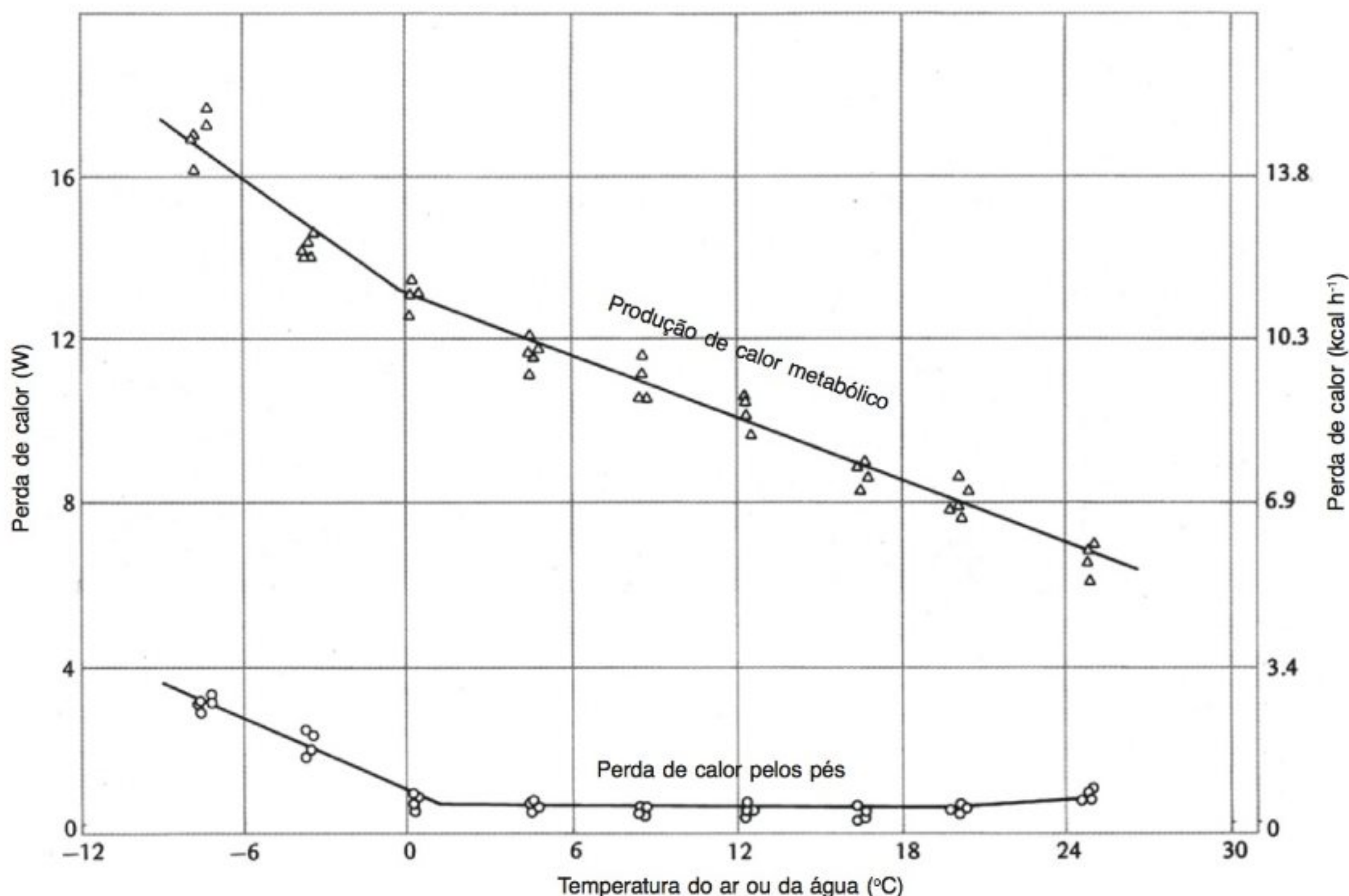


Fig. 7.18 À temperatura baixa, abaixo de 24°C, a perda de calor dos pés do pato é uma fração pequena da produção metabólica de calor. Abaixo do ponto de congelamento, o calor transferido aos pés (e perdido para a água) aumenta em proporção à queda na temperatura (Kilgore e Schmidt-Nielsen, 1975).

entremeadas por um número similar de veias. Pode parecer supérfluo para um animal tropical ter trocadores de calor, porém, numa noite chuvosa e tempestuosa, a perda de calor de um animal que esteja dormindo sobre a copa de uma árvore pode ser muito grande.

A importância do trocador de calor para o bicho preguiça foi bem demonstrada pela imersão de um membro em água gelada. A temperatura do sangue abaixo do trocador de calor diminuiu drasticamente, mas, na porção da pata dianteira, acima do trocador de calor, a temperatura do sangue venoso ficou próxima àquela do centro do corpo (Scholander e Krog, 1957).

Tem sido sugerido que os ramos vasculares das patas dianteiras do bicho preguiça têm uma função inteiramente diferente, que está relacionada à capacidade desses animais trepadores de manter uma pega vigorosa

(Buettner-Janusch, 1966; Suckling e col., 1969). Entretanto, a estrutura vascular está localizada na parte superior da pata dianteira e os músculos responsáveis pela preensão, na parte inferior. O fato de que o sangue circula por um feixe de artérias que se unem novamente em um único vaso não pode ter nenhuma influência imaginável sobre os músculos na parte inferior das patas dianteiras. O sangue contém a mesma quantidade de oxigênio e nutrientes e a única diferença que esses músculos poderiam detectar seria uma diminuição discreta da pressão sangüínea, que certamente não poderia melhorar a força da pega.

Um animal no frio tem dois problemas opostos: conservar o calor e proteger os tecidos periféricos, como as patas, do congelamento. A temperaturas ambientais abaixo de zero não há antagonismo, a redução no fluxo

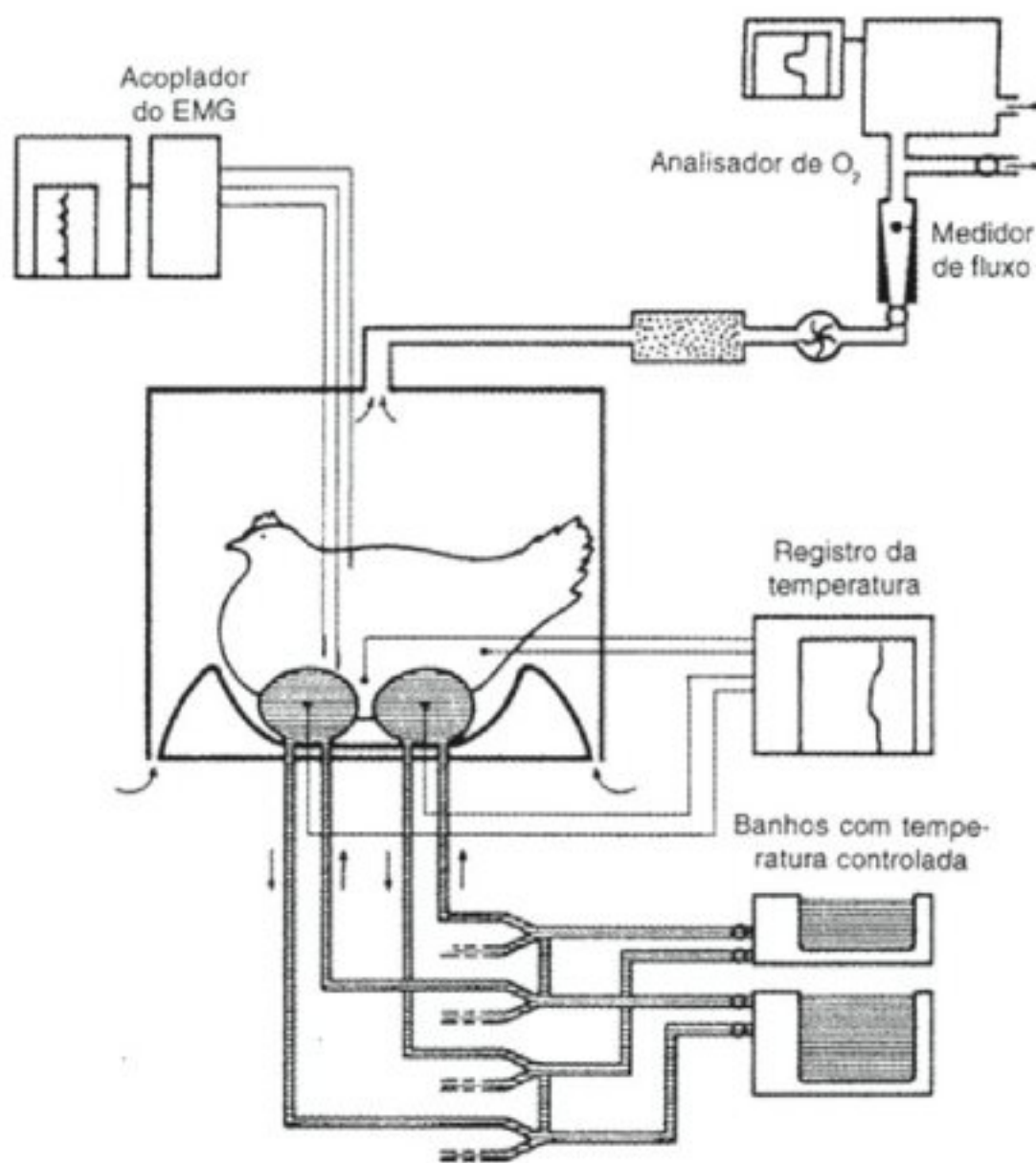


Fig. 7.19 Arranjo para demonstrar que a taxa de consumo de oxigênio de uma galinha chocadeira aumenta quando ela está sentada sobre um ninho que é mantido fresco pela circulação de água fria (Töien e col., 1986).

sangüíneo e o resfriamento do sangue arterial em um trocador de calor auxiliam a minimizar a perda de calor.

Entretanto, quando a temperatura cai muito abaixo do ponto de congelamento, é necessário prover calor suficiente aos tecidos periféricos para protegê-los contra o congelamento. Os pés nus do pato e outras aves são exemplos apropriados, pois, enquanto não existir perigo de congelamento, a perda de calor dos pés será mínima, porém, quando a temperatura cair abaixo de 0°C, a perda de calor aumentará em proporção ao decréscimo da temperatura (Kilgore e Schmidt-Nielsen, 1975). O aumento no escoamento de calor reflete-se em um aumento na produção de calor metabólico, aparecendo como um ponto de inflexão distinto no gráfico do metabolismo (Fig. 7.18).

Um aumento similar na produção de calor ocorre em uma galinha choca, sentada sobre um ninho que ela está tentando manter em uma temperatura adequada para o desenvolvimento dos pintinhos. O esforço necessário

para manter os ovos quentes foi estudado por meio do resfriamento artificial dos ovos com água fria circulante, como foi ilustrado na figura 7.19.

Enquanto os ovos eram resfriados, a galinha aumentava a sua produção de calor (medida como a taxa de consumo de oxigênio), ao mesmo tempo em que a sua temperatura corpórea era mantida e a temperatura da ninhada permanecia estável. Quanto mais os ovos eram resfriados, maior era o consumo de oxigênio da galinha (Fig. 7.20). Eletrodos colocados no músculo peitoral mostraram que o aumento no tremor e na produção de calor nestes músculos eram responsáveis por uma grande parte da produção de calor.

Regulação da temperatura no calor: manutenção do resfriamento

Foi visto que mamíferos e aves devem aumentar a produção de calor a fim de se manterem aquecidos a temperaturas ambientais abaixo de um certo ponto, a temperatura crítica inferior. Será considerado, a seguir, o que ocorre acima dessa temperatura crítica.

Acima da temperatura crítica, a produção de calor metabólico (taxa metabólica de repouso) permanece constante, em um intervalo comumente conhecido como *intervalo termoneutro* (ver Fig. 7.6). Como anteriormente, para que a temperatura corpórea permaneça constante, o calor metabólico deve ser perdido na mesma taxa em que é produzido. Se retornarmos à agora familiar equação do equilíbrio térmico, $\dot{H} = C(T_c - T_a)$, observaremos que, se H e T_c permanecerem constantes, e T_a for alterada, o termo de condutância (C) deverá, também, alterar-se.

O termo de condutância se refere ao fluxo total de calor do organismo e pode ser aumentado de várias formas. Uma delas é pelo aumento da circulação para a pele, de modo que o calor do centro seja transferido mais rapidamente à superfície. Outra, é pela maior exposição das áreas superficiais, principalmente áreas nuas ou com pouco pêlo.

Retornemos à equação básica do equilíbrio térmico (p. 253):

$$\dot{H}_{\text{tot}} = \pm \dot{H}_c \pm \dot{H}_r \pm \dot{H}_e \pm \dot{H}_s$$

À medida que a temperatura ambiental aumenta, as condições para a perda de calor por condução, convecção (\dot{H}_c) e radiação (\dot{H}_r) tornam-se progressivamente desfavoráveis. Como a produção de calor meta-

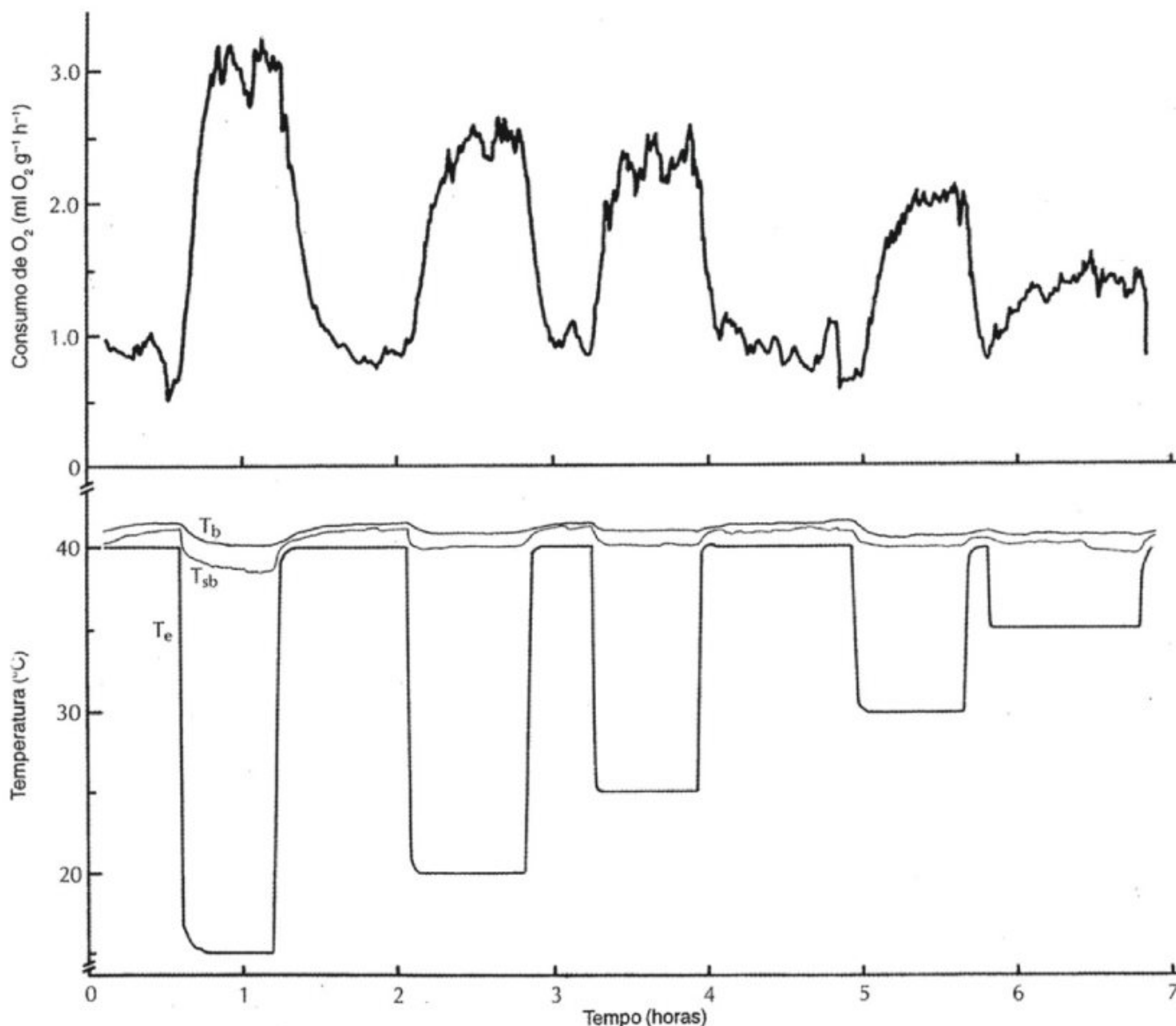


Fig. 7.20 O resfriamento dos ovos no ninho da galinha faz com que o consumo de oxigênio do animal aumente e portanto a sua produção de calor. Quanto mais fria a temperatura dos ovos, T_e , maior o aumento no consumo de oxigênio. T_c é a temperatura da cloaca. T_b é a temperatura da ninhada (Töien e col., 1986).

bólico (\dot{H}_{tot}) permanece inalterada (ou até mesmo aumenta ligeiramente), a equação de equilíbrio térmico deve enfatizar, cada vez mais, os termos de evaporação e armazenamento (H_e e H_s).

Nas discussões sobre regulação de calor no frio, o calor removido por evaporação foi desprezado, pois constituía uma fração relativamente pequena da troca total de calor. A temperaturas elevadas, a evaporação é o item fundamental no equilíbrio térmico. Suponha que

aumentemos a temperatura do meio até que ele atinja a temperatura corpórea de um animal. Se a temperatura do meio for igual à temperatura corpórea, não poderá haver perda de calor por condução, e o fluxo líquido de radiação aproximar-se-á de zero. Se, agora, desejarmos manter uma temperatura corpórea constante (isto é, manter o termo de armazenamento H_s igual a zero), a consequência será que toda a produção metabólica de calor (\dot{H}_{tot}) deverá ser removida pela evaporação de água.

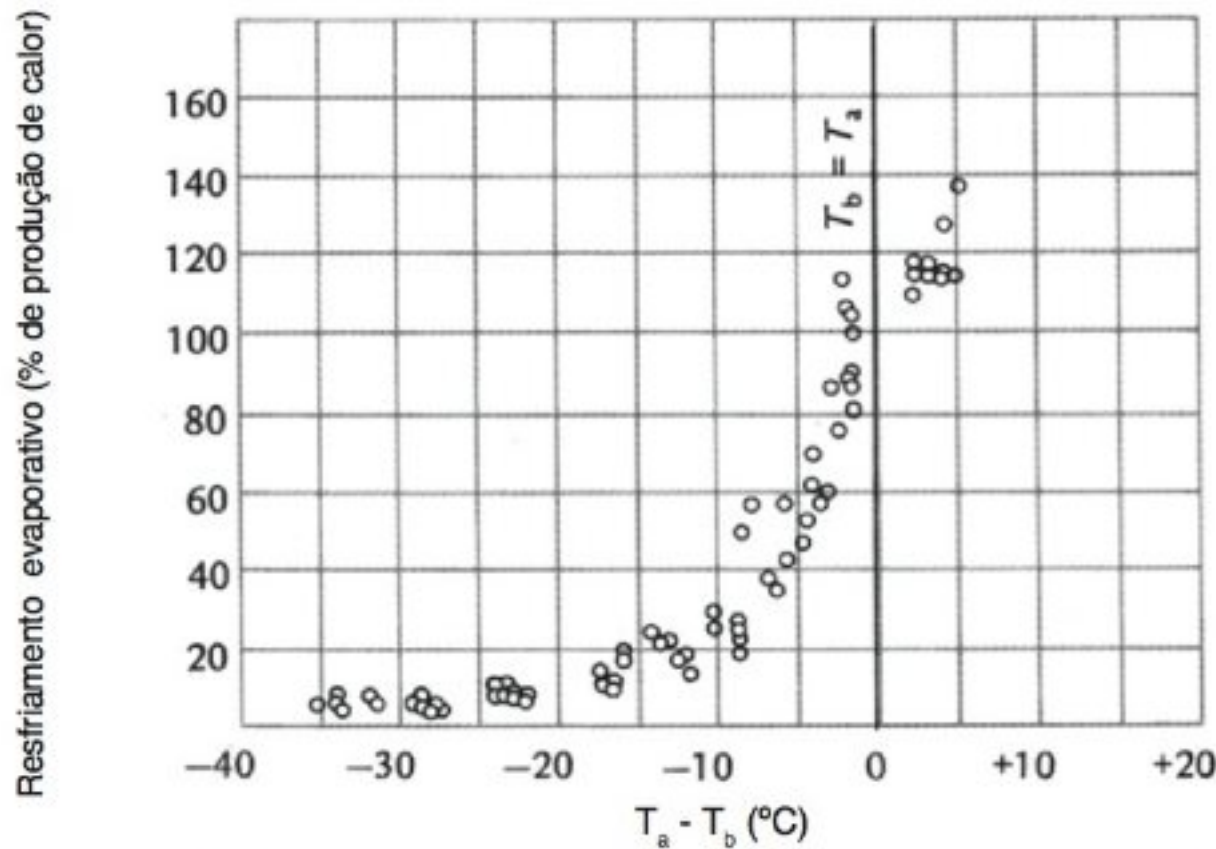


Fig. 7.21 O resfriamento por evaporação em lebres do deserto é expresso em porcentagem da produção simultânea de calor metabólico. A evaporação aumenta à medida que a diferença entre a temperatura corpórea (T_c) e a do ar (T_a) diminui. Quando essa diferença se aproxima de zero (temperaturas do corpo e do ar iguais), toda a produção de calor (100%) é dissipada pela evaporação (Dawson e Schmidt-Nielsen, 1966).

Essa previsão foi testada em vários mamíferos e aves. Quando são mantidos em um ambiente que apresenta a mesma temperatura que seus corpos, aqueles capazes de evitar que suas temperaturas corpóreas aumentem (nem todas as espécies conseguem), evaporam uma quantidade de água equivalente à produção de calor metabólico. Um exemplo é fornecido na figura 7.21, que mostra que a lebre do deserto comporta-se segundo o previsto.

É claro que a temperatura ambiental pode aumentar ainda mais e superar a temperatura corpórea, como freqüentemente acontece no deserto. Neste caso, o corpo recebe calor do meio por condução a partir do ar quente, por radiação da superfície aquecida do solo e, principalmente, pela radiação solar.

Sob tais circunstâncias, a evaporação deve ser usada para dissipar a soma da produção metabólica de calor e o ganho de calor do ambiente. A possibilidade de armazenamento de calor não é uma boa solução, pois, como foi visto anteriormente, os animais têm apenas uma tolerância limitada a temperaturas corpóreas elevadas. No entanto, como veremos adiante, até mesmo um aumento moderado na temperatura corpórea pode ser realmente importante para um animal do deserto.

Para avaliar a importância da carga de calor do meio, considere a quantidade de água usada para evaporação (transpiração) por um indivíduo em um deserto quente. Sua taxa metabólica de repouso é de cerca de 70 kcal por hora, e essa quantidade de calor, se dissipada completamente pela evaporação, requererá 120 ml, ou 0,12 litro, de água. Também se sabe que um indivíduo exposto ao sol em um dia quente no deserto pode transpirar a um ritmo de 1 a 1,5 litros por hora. Para tornar os cálculos simples, consideremos 1,32 litros. Se não ocorrer alteração na sua temperatura corpórea e 0,12 litro for usado para dissipar o calor metabólico, o excesso de 1,2 litros usados deve ser atribuído ao ganho de calor, proveniente do meio. Nessas condições, a soma da condução a partir do ar quente, radiação do solo aquecido e radiação solar, requer a evaporação de 1,2 litros de água. Portanto, nesse exemplo, a carga de calor do meio é exatamente 10 vezes a produção de calor metabólico de um indivíduo em repouso. Se a temperatura corpórea fosse aumentada em 1°C, o armazenamento de calor seria em torno de 60 kcal, ou o equivalente a 0,1 litro de água evaporada – uma quantidade relativamente insignificante.

Temos, agora, uma boa idéia da importância que a carga de calor ambiental pode adquirir quando os gradientes de temperatura são invertidos e, neste momento, é adequado considerar os efeitos produzidos nos animais. Se um indivíduo continuasse a evaporar na taxa indicada e não tivesse água disponível para beber, estaria perto da morte por desidratação, ao término de um único dia quente no deserto. Apesar da inexistência de água potável na maioria dos desertos, eles são, mesmo assim, regiões do globo que possuem uma rica e variada vida animal, que requer uma discussão mais prolongada.

A importância do tamanho corpóreo

Se um bloco grande de gelo for colocado sob o sol e um pedaço pequeno próximo a ele, o pedaço pequeno derreterá muito antes que o bloco grande. Se uma grande pedra e uma pequena bolinha forem colocadas sobre o solo, sob o sol, a bolinha se aquecerá muito antes que a pedra grande. A razão para isso é que o objeto pequeno tem uma superfície muito maior em relação ao seu volume. Se a pedra ou o bloco de gelo grande forem quebrados em muitos pedaços pequenos, numerosas novas superfícies, previamente não expostas, entrarão

em contato com o ar quente e receberão radiação solar. Por causa das muitas novas superfícies expostas, a massa total da pedra será aquecida mais rapidamente e o gelo esmagado derreterá mais rapidamente.

A relação entre a superfície e o volume de objetos de formas similares é simples. Se um dado cubo for cortado em cubos menores, com cada lado medindo um décimo do cubo original, a superfície total de todos os cubos pequenos será 10 vezes a do cubo original. Se a dimensão linear do cubo pequeno for um centésimo do cubo grande, a superfície reunida será 100 vezes a do original, e assim por diante. Essa regra é válida para quaisquer objetos de formas similares. Assim, qualquer corpo pequeno possui uma área de superfície que, relativa ao seu volume, aumenta com o aumento da dimensão linear. Mamíferos grandes e pequenos possuem formas suficientemente similares, em que a sua área de superfície corpórea é uma função regular do volume corpóreo e a mesma regra é aplicada.

Retornemos ao animal no meio quente. Seu ganho total de calor consiste de dois componentes: ganho de calor do meio e do metabolismo. O ganho de calor do meio por condução e convecção, assim como a radiação do solo e do sol, são processos de superfície e, portanto, a carga de calor ambiental total está diretamente relacionada à área de superfície. No capítulo 5, foi visto que a produção metabólica de calor de um mamífero não é exatamente proporcional à superfície corpórea, mas suficientemente próxima, de forma que, como uma aproximação, pode-se admitir como o sendo. Portanto, a carga de calor – a soma do ganho de calor do meio e do metabolismo total – é, a grosso modo, proporcional à área de superfície corpórea, o que coloca o animal pequeno, com sua superfície relativa maior, em uma posição muito mais desfavorável no tocante à carga de calor que um animal grande.

Se um indivíduo no deserto precisar transpirar a um ritmo de 1 litro por hora (que equivale a cerca de 0,60 litro por metro quadrado de área de superfície corpórea por hora), poderemos utilizar a relação de superfície para estimar ou prever quanto de água outros animais deverão evaporar, sob condições desérticas semelhantes, a fim de dissipar a carga de calor. Consequentemente, obtém-se um gráfico teórico que prevê a quantidade de água necessária para manter o resfriamento (Fig. 7.22). A quantidade é uma função exponen-

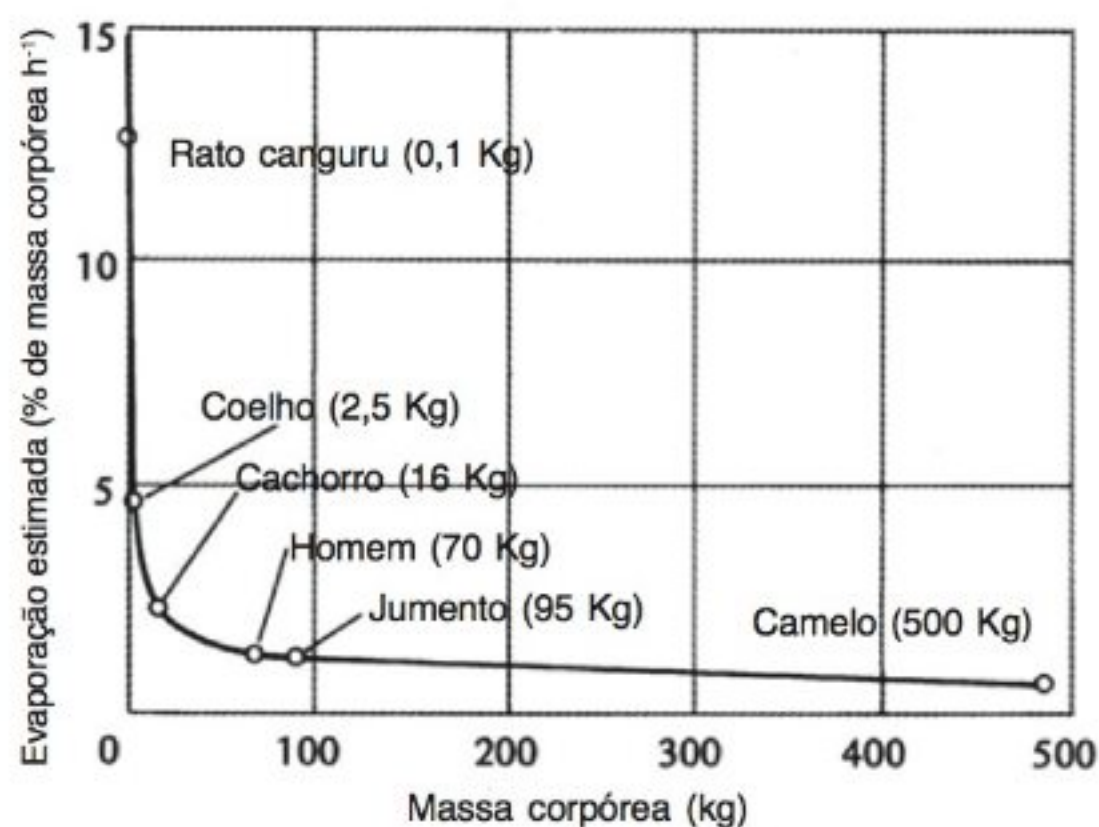


Fig. 7.22 Para um mamífero manter uma temperatura corpórea constante, sob condições desérticas quentes, a água deve evaporar em proporção à carga de calor. Devido à área de superfície relativa ser maior em um animal pequeno, a carga de calor e, por consequência, a evaporação estimada em relação ao tamanho corpóreo aumentam rápido em um animal pequeno. A curva é calculada, pressupondo-se que a carga de calor seja proporcional à superfície corpórea (Schmidt-Nielsen, 1964).

cial da massa corpórea, e usando-se coordenadas logarítmicas o gráfico será uma reta.

Entretanto, a figura 7.22 apresenta um gráfico com ordenadas lineares, para enfatizar o aumento exponencial na quantidade de água necessária, caso um animal pequeno dependesse da evaporação para manter o resfriamento no deserto. Muitos roedores pequenos pesam entre 10 e 100 g e teriam que evaporar água a um ritmo de 15 a 30% do seu peso corpóreo por hora. Como uma perda de água entre 10 e 20% é fatal para mamíferos, tais índices de perda de água são impossíveis. É evidente que, por causa unicamente de seu pequeno tamanho, os roedores do deserto precisam escapar do calor, o que fazem, refugiando-se em suas tocas subterrâneas durante o dia.

Tamanho corpóreo grande: o camelo. A figura 7.22 demonstra que animais grandes, como os camelos, obtêm uma vantagem substancial, simplesmente por serem grandes. Entretanto, o benefício não é muito grande quando o tamanho corpóreo ultrapassa um determinado valor. Teoricamente, se um camelo sob outros aspectos fosse como um homem, seu tamanho corpóreo faria com que a água evaporasse cerca de

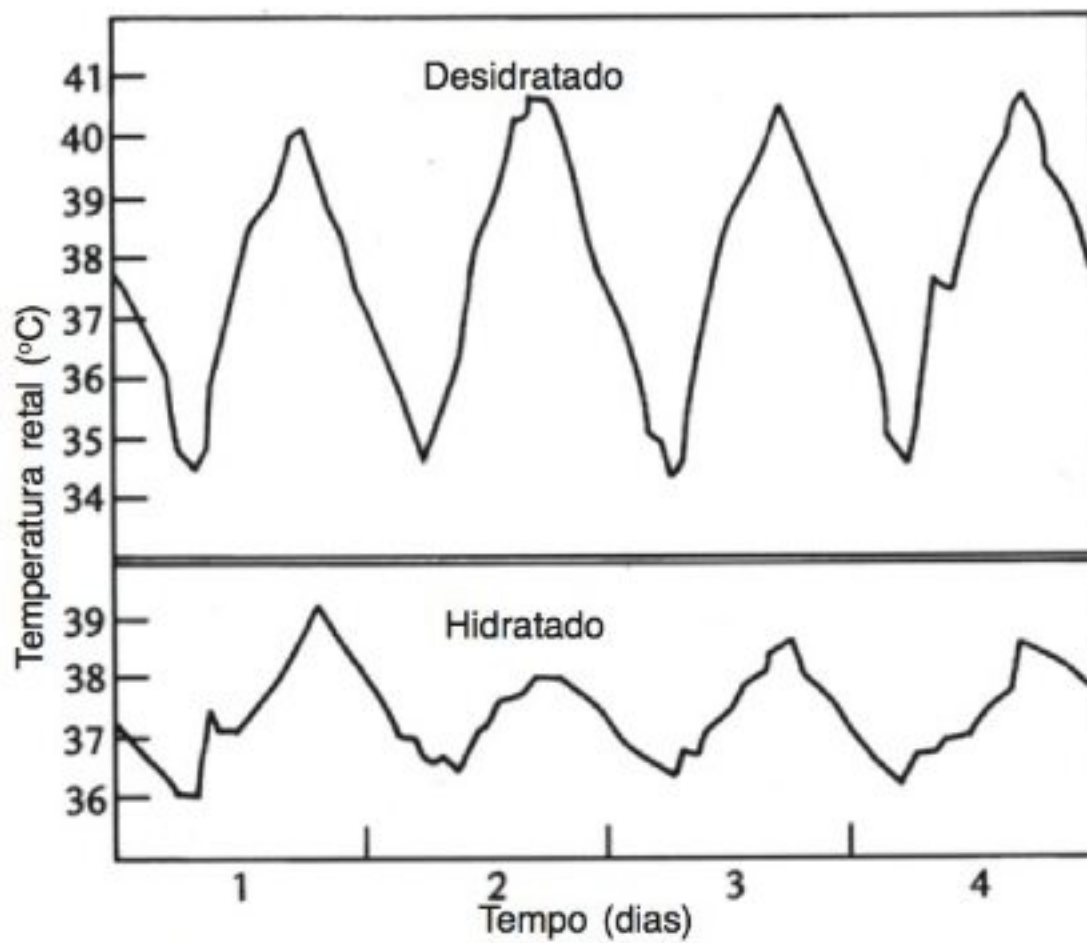


Fig. 7.23 A flutuação diária de temperatura em um camelo hidratado é de cerca de 2°C. Quando ele é privado de água, a flutuação diária pode aumentar até 7°C. Isso tem grande influência no uso de água para regulação da temperatura (ver texto) (Schmidt-Nielsen, 1963).

metade da taxa de evaporação do homem. Contudo, o camelo não é um homem e não usa toda essa quantidade de água para termorregular. Como veremos, o camelo utiliza uma combinação de vários métodos que auxiliam a reduzir o ganho de calor do meio e, dessa maneira, o uso de água.

Inicialmente, considere o que o camelo pode fazer em relação a duas variáveis da equação de equilíbrio térmico, evaporação (H_e) e armazenamento de calor (H_s). O armazenamento de calor reflete-se em um aumento da temperatura corpórea. Em um camelo normal, ao qual se fornece água todos os dias e encontra-se bem hidratado, a temperatura varia em cerca de 2°C, entre aproximadamente 36 e 38°C (Fig. 7.23). Quando um camelo é privado de água, entretanto, as flutuações diárias de temperatura tornam-se maiores (Schmidt-Nielsen e col., 1957). A temperatura matutina pode ser de até 34°C, e a temperatura mais elevada no final da tarde, de aproximadamente 41°C. Esse grande aumento da temperatura corpórea durante o dia constitui um armazenamento de calor. Para um camelo que pesa 500 kg, a quantidade de calor armazenado com uma elevação de 7°C de temperatura corresponde a 2.900 kcal de calor, que é equivalente a uma economia de 5 litros de água. Na

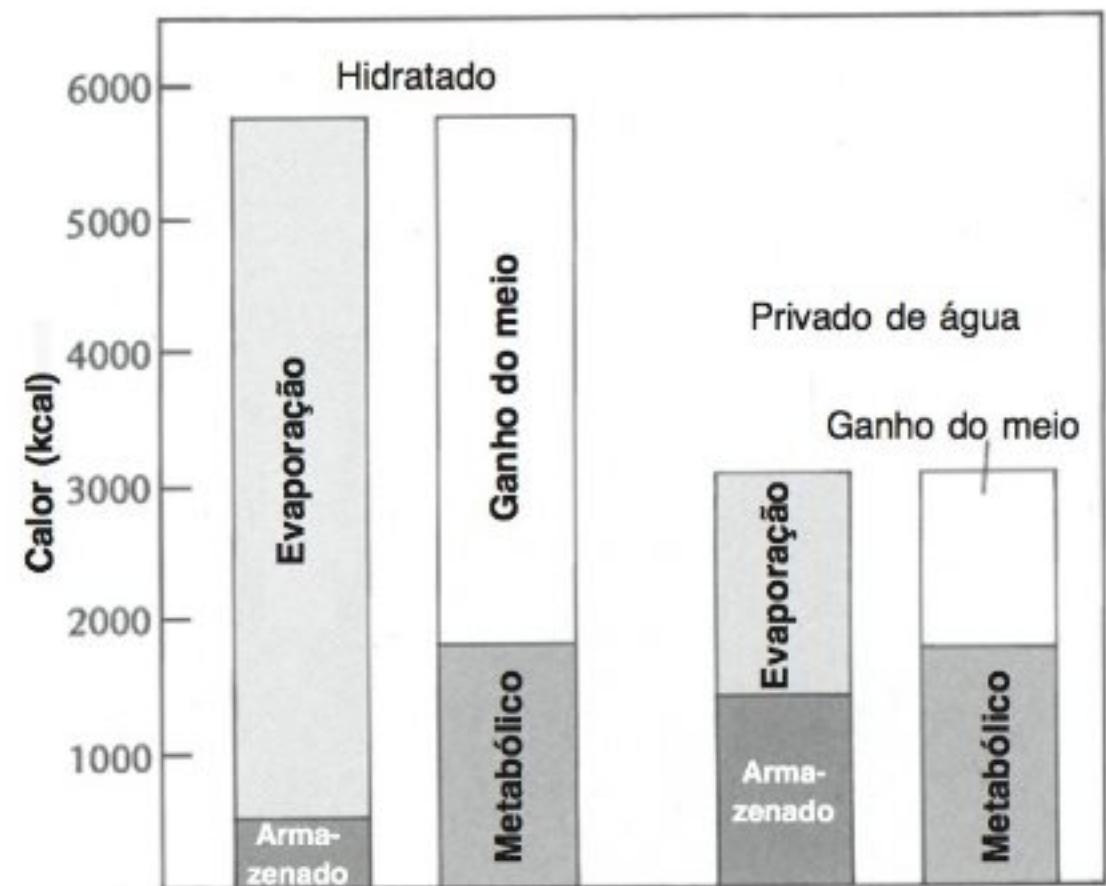


Fig. 7.24 A alteração na temperatura corpórea do camelo privado de água afeta, em maior escala, o ganho de calor do meio e, por sua vez, a quantidade de água utilizada para a regulação térmica (por evaporação) (Schmidt-Nielsen e col., 1957).

noite fria, o calor armazenado pode ser liberado por condução e radiação, sem o uso de água.

A temperatura corpórea elevada durante o dia tem uma vantagem adicional, além daquela de proporcionar o armazenamento de calor. Quando a temperatura corpórea é aumentada, o gradiente de temperatura do meio quente em direção ao corpo (que determina a quantidade de ganho de calor do ambiente) é reduzido. Em relação à economia de água, essa redução no ganho de calor do meio é, no mínimo, tão importante quanto o armazenamento deste e reflete-se na quantidade reduzida de água usada. Isso está ilustrado na figura 7.24, que apresenta o equilíbrio térmico de um pequeno camelo adulto, estudado no deserto do Saara. Em um animal bem hidratado, a evaporação durante as dez horas mais quentes do dia foi de 9,1 litros, correspondendo a uma dissipação de 5.300 kcal de calor. No mesmo camelo, privado de água, a evaporação reduziu-se a 2,8 litros em 10 horas, correspondendo a uma dissipação de 1.600 kcal de calor. Nessas condições, o uso de água em um camelo desidratado foi reduzido a menos de um terço em comparação ao animal bem hidratado.

O camelo usa substancialmente menos água que o homem (cerca de 0,28 litro por hora no camelo, quando

comparado com mais de 1 litro por hora para o homem, que pesa um quarto do peso do camelo), sobretudo, porque a sua temperatura corpórea é mais elevada, significando tanto um armazenamento de calor como uma redução do ganho deste a partir do ambiente. Em contraste, o homem mantém sua temperatura corpórea aproximadamente constante, em torno de 37°C e, portanto, não armazena quantidades apreciáveis de calor. O homem também mantém gradientes muito mais abruptos entre o meio e a sua superfície corpórea, pois a temperatura média da superfície da pele de um indivíduo que transpira é de cerca de 35°C .

Outra razão importante é o fato de o camelo apresentar uma pelagem grossa, com alto valor de isolamento, interpondo uma espessa camada isolante entre o corpo e a fonte de calor, reduzindo, assim, o ganho de calor do meio. A forma mais simples de testar a importância dessa pelagem é tosar um camelo. Em uma dessas experiências, o consumo de água do camelo, sob condições similares às anteriores, aumentou em cerca de 50% no animal tosado.

Vimos, assim, algumas das principais razões para uma perda de água menor que a prevista (relacionadas apenas com o tamanho corpóreo) no camelo: (1) o calor é armazenado devido ao aumento na temperatura corpórea; (2) o aumento na temperatura corpórea diminui o fluxo de calor do meio; e (3) a pelagem é uma barreira considerável para o ganho de calor do meio.

O camelo apresenta mais uma vantagem em relação ao homem: pode tolerar em maior grau a desidratação do organismo. Um homem está próximo ao limite fatal quando perde água equivalente a 10 a 12% do peso corpóreo, porém, o camelo consegue tolerar cerca de duas vezes esse valor, sem danos aparentes. Como resultado, o camelo consegue ficar sem ingerir água por talvez 6 a 8 dias, sob condições desérticas, que causariam efeitos fatais em um único dia para um homem privado de água.

Todavia, ao final, o camelo necessita beber água para restabelecer seu conteúdo hídrico e, quando a água encontra-se disponível, pode beber o equivalente a mais de um terço do seu peso corpóreo. A sua imensa capacidade de ingestão levou à criação da lenda de que o camelo, antes de uma longa jornada pelo deserto, abastece seus reservatórios de água. Na verdade, o camelo, como os outros animais, bebe água para repor a água perdida e para recuperar o conteúdo normal de água do corpo,

não havendo evidências de que ele beba em excesso, prevendo necessidades futuras.

Tamanho corpóreo pequeno: o esquilo do solo. No início, vimos que, em razão do pequeno tamanho e superfície relativamente grande, os pequenos roedores seriam incapazes de permanecer expostos e ativos durante o dia. Aparentemente, os pequenos esquilos dos desertos da América do Norte desafiam essa conclusão. Esses pequenos roedores, que pesam menos de uma centena a algumas centenas de gramas, são com frequência vistos fora de suas tocas durante o dia. Movem-se rapidamente, indo de um lado a outro; frequentemente, desaparecem em um buraco, mas logo reaparecem, geralmente em alguns minutos. Durante os dias mais quentes do verão, são menos ativos no meio do dia, porém, são vistos com frequência durante as manhãs e nos fins de tarde.

Geralmente, não há água livre à disposição no seu meio. Como é possível o esquilo permanecer ativo durante o dia? Aparentemente, o armazenamento de calor tem um papel importante, mas não em um ciclo diurno, como para o camelo.

Quando estão fora das tocas, em um dia quente, os esquilos se aquecem rapidamente. Não conseguem tolerar temperaturas corpóreas mais elevadas que outros mamíferos e morrem se aquecidos a 43°C . Entretanto, a temperatura de $42,4^{\circ}\text{C}$ pode ser tolerada, sem efeitos prejudiciais aparentes. Assim que o esquilo fica aquecido quando está fora, ele retorna à sua toca relativamente fresca, onde rapidamente esfria, ajudado por sua grande superfície relativa (Chappell e Bartholomew, 1981). Entrando e saindo da toca fresca, o esquilo pode receber calor e rapidamente liberá-lo de novo; dessa forma, evita utilizar água para evaporação, permitindo que se movimente e seja ativo durante o dia.

Evaporação: transpiração ou ofego

Sabemos por experiência própria que os seres humanos transpiram para aumentar o resfriamento por meio da evaporação. Por outro lado, cachorros possuem poucas glândulas sudoríparas e resfriam-se principalmente pelo ofego – uma respiração muito rápida e pouco profunda que aumenta a evaporação do trato respiratório superior. Alguns animais usam um terceiro método para aumentar a evaporação: espalham saliva sobre a pelagem

e lambem seus membros, conseguindo dessa maneira um resfriamento por evaporação.

A quantidade de calor necessária para evaporar 1 kg de água (580 kcal ou 2.426 kJ) é, naturalmente, a mesma independentemente da fonte de água e do sítio de evaporação. Vejamos se há outras diferenças que poderiam tornar um método de evaporação mais ou menos vantajoso que outro para um animal em particular. Portanto, serão examinados os aspectos característicos de cada método.

Em seres humanos, a transpiração é responsável por praticamente todo o aumento da carga de evaporação. A evaporação junto à superfície corpórea é um modo efetivo de resfriamento e, na ausência de pelagem, a água pode evaporar prontamente. Entretanto, vários animais que são recobertos por pêlos, em particular os de grande porte, como o boi, grandes antílopes e camelos, também dependem principalmente da transpiração para a evaporação. O camelo, em particular, possui uma pelagem grossa, mas a evaporação não é impedida porque na atmosfera desértica o ar é muito seco e o suor evapora tão rapidamente que alguns observadores têm relatado que os camelos não transpiram de modo algum. Por outro lado, em um número de ungulados menores – carneiros, cabritos e muitas gazelas pequenas – grande parte da evaporação se dá pelo ofego. Os carnívoros que foram estudados também ofegam.

O terceiro método, salivação e lambida, é comum em um grande número de marsupiais australianos, incluindo os grandes cangurus, e pode ser observado em alguns roedores, incluindo o rato comum de laboratório. O método de salivação e lambida não é muito eficaz e parece ser usado, principalmente, como uma medida de emergência quando a temperatura corpórea se aproxima de um nível letal. A importância da salivação pode ser demonstrada em ratos pela remoção das principais glândulas salivares. Os ratos são, então, muito menos tolerantes a temperaturas elevadas do ar e, quando são expostos a uma carga de calor, a temperatura corpórea aumenta mais rapidamente e a níveis mais elevados (Hainsworth, 1967).

Além de serem menos eficazes que a transpiração e o ofego, a salivação e a lambida são menos difundidas; portanto, esse método não será discutido em detalhes. Em vez disso, será feita a comparação entre transpiração e ofego e serão discutidas as vantagens e desvantagens possíveis que cada método possa apresentar.

Aves, ao contrário de mamíferos, não possuem glândulas sudoríparas, aumentando a evaporação por meio do ofego ou pela oscilação rápida do delgado assoalho da boca e porção superior da garganta, um mecanismo conhecido como *vibração gular*. Ambos os mecanismos parecem ser um meio efetivo de resfriamento, pois as aves podem usar um ou outro, ou geralmente uma combinação de ambos (Bartholomew e col., 1968).

Uma diferença evidente entre ofego e transpiração é que o animal que ofega promove seu próprio fluxo de ar para as superfícies úmidas, facilitando desse modo a evaporação. Sob esse aspecto, o animal que transpira não é tão bem-sucedido. Uma outra diferença é que o suor (pelo menos, em seres humanos) contém quantidades consideráveis de sal e um homem ao transpirar intensamente pode perder bastante sal até ficar carente. Esse é o motivo para a recomendação de que se deve aumentar a ingestão de cloreto de sódio quando a transpiração é excessiva em situações muito quentes. Os animais que ofegam, por outro lado, não perdem nenhum dos eletrólitos secretados pelas glândulas nasais e bucais (a menos que a saliva realmente goteje no solo) e, portanto, são mais bem-sucedidos.

O ofego tem duas desvantagens claras, uma é que o aumento da ventilação facilmente causa uma perda excessiva de dióxido de carbono dos pulmões, o que pode resultar em alcalose severa; a outra é que o aumento da ventilação requer trabalho muscular, o que, por sua vez, aumenta a produção de calor, adicionando-se, pois, à carga de calor. A tendência para desenvolver alcalose pode ser em parte neutralizada, passando-se a uma respiração mais superficial (menor volume corrente) com uma frequência aumentada, de modo que o aumento na ventilação ocorra em grande parte no espaço morto do trato respiratório superior. No entanto, animais que ofegam muito intensamente tornam-se, com regularidade, gravemente alcalóticos e, portanto, não utilizam completamente a possibilidade de restringir a ventilação aos espaços mortos (Hales e Findlay, 1968).

O aumento do trabalho respiratório durante o ofego seria uma desvantagem considerável se não fosse pelo fato interessante de o trabalho muscular e, conseqüentemente, a produção de calor serem bastante reduzidos, tirando-se proveito das propriedades elásticas do sistema respiratório. Quando um cachorro inicia o ofego, sua respiração tende a modificar-se repentinamente, de uma frequência de cerca de 30 a 40 respirações por

minuto, para um nível elevado, relativamente constante, de aproximadamente 300 a 400. Um cachorro submetido a uma carga de calor moderada não ofega a frequências intermediárias; ao contrário, ofega por breves períodos a uma frequência elevada, alternando períodos de respiração normal/lenta.

O significado disso fica claro quando se percebe que o sistema respiratório como um todo é elástico e tem uma frequência natural de oscilação, como outros corpos elásticos. Na inspiração, quase todo o trabalho muscular é de estiramento dos elementos elásticos, que na expiração retornam como uma rebatida de uma bola de tênis. Para manter o sistema respiratório oscilando na sua frequência natural (*frequência de ressonância*), há a necessidade de apenas um pequeno trabalho muscular. Conseqüentemente, a produção de calor dos músculos respiratórios é pequena, contribuindo pouco para a carga de calor (Crawford, 1962).

Estima-se que, se o ofego ocorresse sem o benefício de um sistema elástico ressonante, o aumento do trabalho muscular respiratório a frequências elevadas de ofego geraria mais calor que o calor total que poderia ser dissipado pelo próprio ofego. Aparentemente, as aves conseguem também ofegar a uma frequência ressonante, obtendo, assim, benefícios idênticos aos dos mamíferos (Crawford e Kampe, 1971).

Embora sejam reconhecidas algumas diferenças funcionais características entre o ofego e a transpiração, não se tem um quadro preciso do porquê um ou outro método é utilizado. Muitos animais utilizam ambos os métodos e isso pode ser indicativo de que os dois apresentam características valiosas que ainda não foram completamente avaliadas.

Temperatura cerebral. A maior vantagem do ofego pode estar relacionada ao fato de um animal, sob súbito estresse de calor, como uma gazela africana veloz perseguida por um predador, poder atingir uma elevada temperatura corpórea central e ainda manter o cérebro, o principal órgão termossensível, a uma temperatura inferior. À primeira vista, pode parecer impossível, pois o cérebro é suprido por sangue arterial a uma alta taxa de fluxo; porém, isso é conseguido da maneira descrita a seguir (ver Fig. 7.25).

Em gazelas e outros ungulados, a maior parte do sangue que vai para o cérebro circula pela artéria caró-

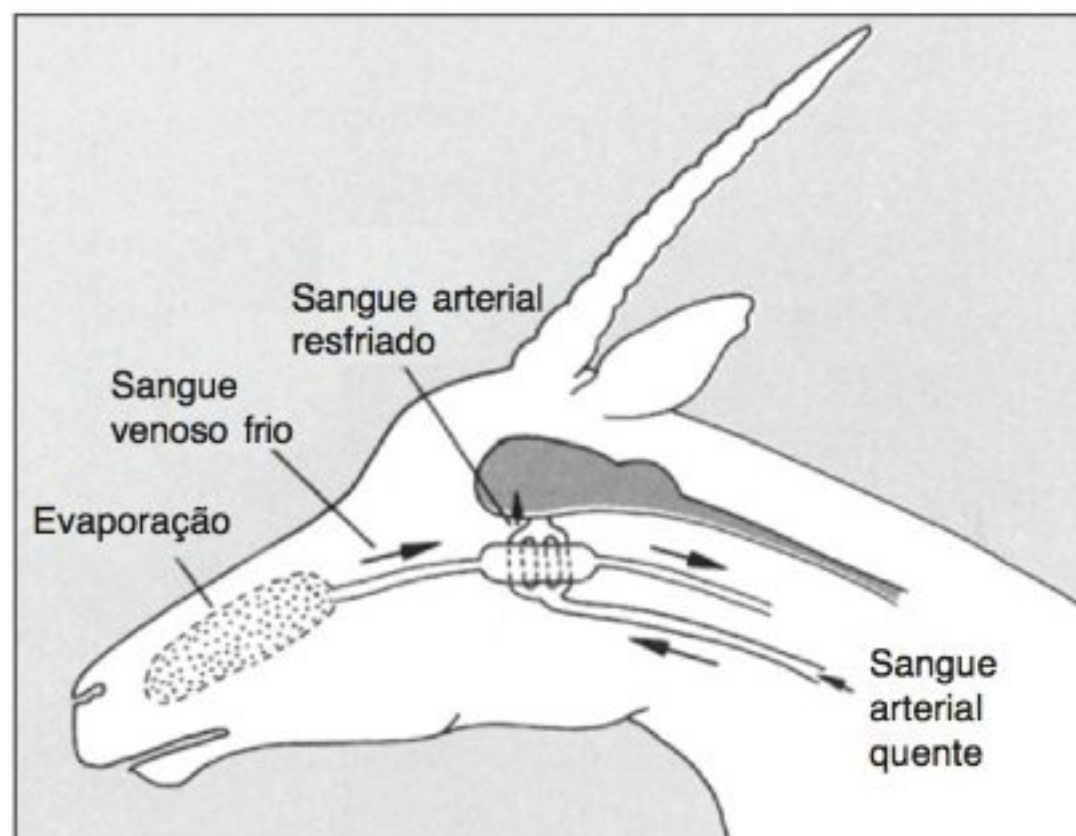


Fig. 7.25 O cérebro de uma gazela pode ser mantido a uma temperatura inferior à do centro do corpo, pois o sangue arterial, antes de atingir o cérebro, circula por pequenas artérias, através de um reservatório de sangue venoso mais frio, que é drenado da região nasal, onde ocorre a evaporação (Taylor, 1972).

tida externa, que na base do crânio se ramifica em centenas de pequenas artérias, e que depois se reúnem antes de penetrar no cérebro. Essas pequenas artérias encontram-se em um amplo seio de sangue venoso, que retorna das paredes das vias nasais, onde foi resfriado. O sangue que circula por essas pequenas artérias é, portanto, resfriado antes de entrar no crânio e, como resultado, a temperatura cerebral pode ser 2 ou 3°C inferior à do sangue na artéria carótida e no centro do corpo.

Tais diferenças de temperatura foram medidas na pequena gazela do leste da África, a gazela de Thomson, que pesa cerca de 15 a 20 kg. Quando correu por 5 minutos, a uma velocidade de 40 km por hora, a formação rápida de calor no interior do corpo fez com que a temperatura do sangue arterial se elevasse de um nível normal de 39 para 44°C. A temperatura cerebral não atingiu nem mesmo 41°C, que é um nível seguro (Taylor e Lyman, 1972). Seria difícil esquematizar um sistema de resfriamento que conseguisse proteger todo o corpo do aquecimento, quando um animal corre em ambientes quentes, a uma taxa que pode impor um aumento de 40 vezes na taxa metabólica, porém, pelo resfriamento seletivo do sangue que vai para o cérebro, é evitada a ameaça mais séria, o superaquecimento.

Observou-se semelhante resfriamento do sangue cerebral em vários dos ungulados domésticos, podendo

se constituir em um mecanismo bastante comum entre os animais que ofegam. Poderíamos inferir que a existência de um mecanismo de resfriamento cerebral seja improvável em seres humanos, pois não ofegamos, e a transpiração e resfriamento ocorrem em toda a superfície do corpo. Entretanto, essa conclusão é um tanto precipitada, porque parece que o resfriamento seletivo do cérebro pode ocorrer com o auxílio do sangue venoso que retorna da pele facial, via veia oftálmica, para o seio cavernoso, onde pode ocorrer um resfriamento do sangue arterial que ascende em direção ao cérebro (Cabanac, 1986).

Há muitos anos, é sabido que alguns répteis, quando expostos a um estresse de calor intenso, aumentam sua frequência respiratória e respiram com a boca aberta, uma situação remanescente do ofego. Tem sido difícil estabelecer com certeza se esse aumento na respiração, que aumenta a evaporação respiratória, tem um papel importante na regulação de calor. A quantidade de água evaporada não é suficiente para manter os animais realmente mais frios que o meio e, por esse motivo, o mecanismo parece ser não mais que um rudimento do ofego encontrado em aves e mamíferos. Entretanto, face à capacidade dos mamíferos de resfriar seletivamente o cérebro, o ofego dos lagartos pode ser melhor compreendido.

Em um lagarto do deserto, o *chuckawalla* (*Sauromalus obesus*), o ofego é de importância limitada no equilíbrio térmico total. Quando a temperatura ambiental é mantida a 45°C, o corpo é apenas um pouco mais frio (44,1°C), porém, o cérebro permanece a 42,3°C ou, cerca de, 3°C abaixo da temperatura ambiental. Se o *chuckawalla* for transferido de um ambiente com uma temperatura de 15 para 45°C, as temperaturas do cérebro e da cloaca inicialmente se elevarão rapidamente (Fig. 7.26), mas, à medida que essas temperaturas atingirem 41 a 42°C, a temperatura cerebral se estabilizará neste nível, enquanto a temperatura da cloaca continuará a se elevar até quase atingir a temperatura ambiental.

No *chuckwalla*, as artérias carótidas passam muito próximas à superfície da faringe, tão perto que são visíveis pela boca aberta do animal. Como as artérias passam logo abaixo das superfícies úmidas, nas quais ocorre evaporação, o sangue é resfriado antes de penetrar no cérebro. Esse é outro exemplo de um animal que é capaz de manter diferentes partes do corpo a temperaturas distintas, bem controladas.

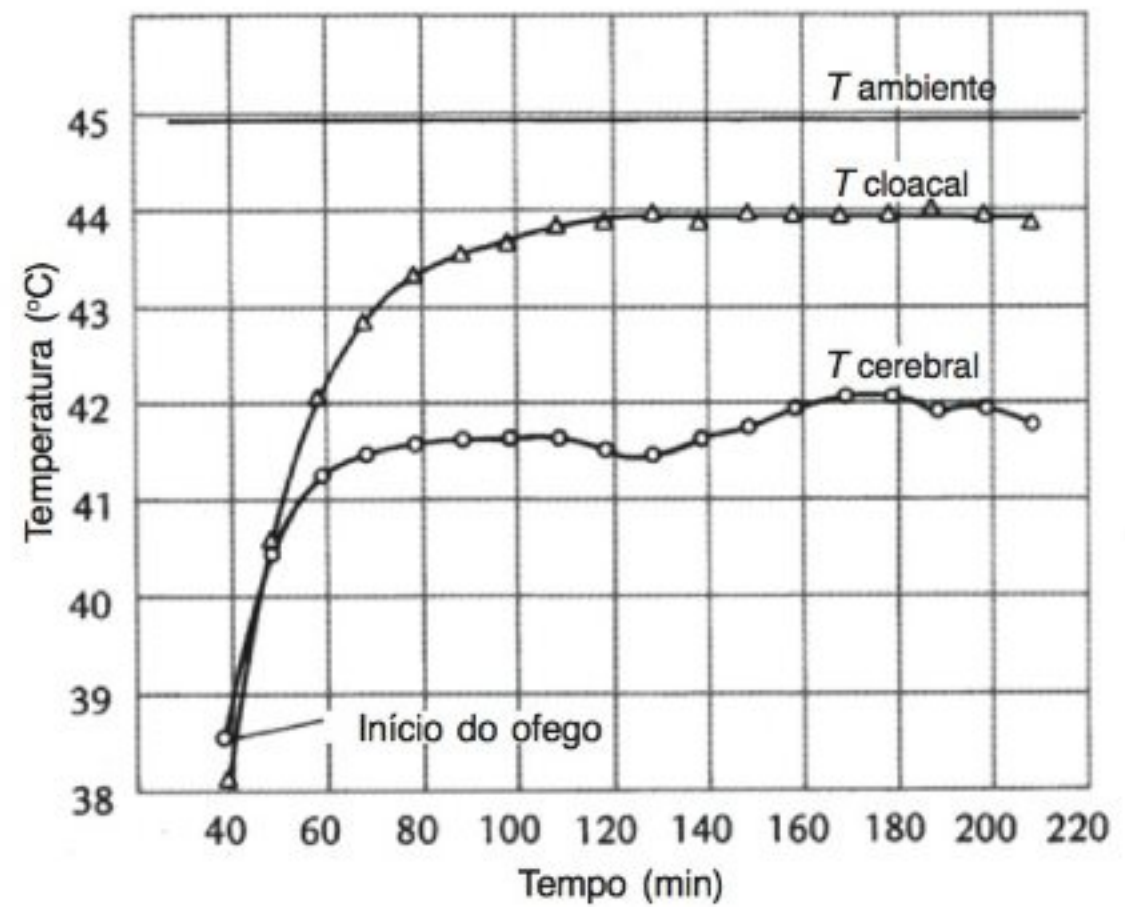


Fig. 7.26 Quando o lagarto *Sauromalus* é transferido de 15°C para 45°C, as temperaturas do cérebro e da cloaca se elevam rapidamente. À medida que essas temperaturas atingem cerca de 41°C, o cérebro permanece cerca de 2°C abaixo da temperatura da cloaca e 3°C abaixo da temperatura do ar (Crawford, 1972).

TORPOR E HIBERNAÇÃO

A manutenção da temperatura corpórea no frio, às custas do aumento de várias vezes na taxa metabólica, é dispendiosa. Pequenos animais possuem uma alta taxa metabólica para começar e um aumento adicional pode ser muito dispendioso quando os alimentos são escassos ou inacessíveis. A alternativa fácil, e a única solução lógica, é a desistência da luta para manter o calor interno e deixar que a temperatura corpórea caia, eliminando o custo elevado da manutenção do calor interno. Além disso, os tecidos frios utilizam menos combustível e as reservas energéticas duram mais. Isso, em essência, é no que se baseia a hibernação.*

Muitos mamíferos e algumas aves hibernam regularmente durante o inverno, significando que a temperatura corpórea se iguala à do meio. A taxa metabólica, a frequência cardíaca, a respiração e muitas outras funções ficam bastante diminuídas; o animal fica letárgico e

* A palavra hibernação (do latim *hiberna* = inverno) também é usada para designar um estágio inativo, durante todo o inverno, de animais poiquilotérmicos, como os insetos ou caracóis.



ESQUILO DO SOLO HIBERNANDO A posição típica do esquilo dourado do solo, *Citellus lateralis*, em hibernação. (Cortesia Charles P. Lyman, Harvard University.)

pouco responsivo aos estímulos externos, como ruídos ou toques. Com a virtual suspensão da vida ativa, o animal consegue sobreviver ao longo inverno. Antes de entrar no período de hibernação, a maioria dos hibernantes também engorda muito (isto é, são depositadas grandes reservas de combustível). Sem a obrigação de manter o calor interno, as reservas podem durar por períodos prolongados sob condições desfavoráveis.

A maioria dos animais que hibernam são pequenos, e isso faz sentido, pois suas altas taxas metabólicas requerem uma grande ingestão de alimento. Portanto, muitos roedores – hamsters, camundongos de bolso, ratos silvestres – hibernam. Os que se alimentam de insetos, em altas latitudes, encontram pouco alimento no inverno, sendo que os morcegos e insetívoros (p. ex., ouriço europeu) não sobreviveriam sem hibernar. Existem, também, hibernantes entre os marsupiais australianos, como o gambá pigmeu (Bartholomew e Hudson, 1962). Aves hibernantes compreendem os beija-flores, as menores de todas as aves, os apodídeos que se alimentam de insetos e alguns pássaros camundongos (*Colius*, um gênero africano).

Não é fácil definir de modo satisfatório o termo *hibernação*. Em fisiologia, a palavra refere-se a uma condição letárgica, com queda substancial na taxa metabólica. Os ursos podem dormir durante a maior parte do inverno, mas a maioria dos fisiologistas afirma que não são hibernantes verdadeiros; a temperatura corpórea deles cai apenas alguns graus, apresentam uma redução moderada na taxa metabólica, assim como em outras funções fisiológicas, e as fêmeas geralmente parem os filhotes durante o inverno. Em outras palavras, o urso não se adapta ao que um fisiologista habitualmente considera uma hibernação verdadeira.

Um outro termo, *estivação* (do latim, *aestas* = verão), refere-se à inatividade durante o verão e é ainda mais indefinido. Pode ser empregado aos caracóis que ficam dormentes e inativos em resposta à estiagem, ou pode dizer respeito aos esquilos do solo que durante os meses mais quentes desaparecem no interior de suas tocas e permanecem inativos. O esquilo do solo americano inicia a estivação no mês quente de agosto, porém, permanece inativo durante o outono e o inverno e só reaparece no próximo mês de maio. Ele estiva ou hiberna,

e quando passa de um estado a outro? O fato é que não se pode fazer uma distinção fisiológica clara entre os dois estados. Além disso, muitos animais, como morcegos e beija-flores, passam por períodos diários de torpor, com redução da temperatura corpórea e da taxa metabólica. O estado fisiológico deles é, então, similar à hibernação, embora dure somente horas, em vez de semanas ou meses.

Quando um beija-flor entra no torpor noturno, isto claramente é um meio de conservação de energia. Mas esta economia é um evento rotineiro, do qual estas aves se utilizam regularmente na natureza, ou é apenas uma reação a uma ingestão alimentar temporariamente inadequada? Aves selvagens podem ser pesadas em balanças eletrônicas, enquanto ciscam em alimentadores que contêm soluções açucaradas, de forma que a sua ingestão de alimentos possa ser medida. Tais medidas não apóiam a hipótese de que o torpor noturno é um evento rotineiro; o torpor é, portanto, um mecanismo importante de defesa quando as aves chegam nos locais de reprodução antes das flores serem abundantes, ou no meio da estação reprodutiva, quando a produção de néctar cai ou a alimentação é interrompida por tempestades (Calder, 1994).

Pela falta de definições precisas e pela ausência de limites nítidos entre essas condições distintas, trataremos o torpor e a hibernação como fenômenos fisiológicos associados.

Antes, acreditava-se que a hibernação e o torpor eram resultantes de uma deficiência na regulação da temperatura no frio e expressavam um tipo de condição “primitiva” ou controle fisiológico precário. Entretanto, está bastante claro que a hibernação não pode ser atribuída à regulação inadequada da temperatura; é um estado fisiológico bem regulado e é enganosa a similaridade superficial entre um mamífero hibernante e um animal heterotermo (p. ex., um lagarto ou sapo). Verificaremos que a hibernação não pode ser, de forma alguma, considerada uma deficiência fisiológica.

Temperatura corpórea e consumo de oxigênio

Os morcegos estão entre os animais que podem ter períodos diários de torpor e podem também hibernar por períodos mais prolongados. Se expostos a temperaturas ambientais baixas, os morcegos poderão reagir de uma dessas duas maneiras características. Isso está ilustra-

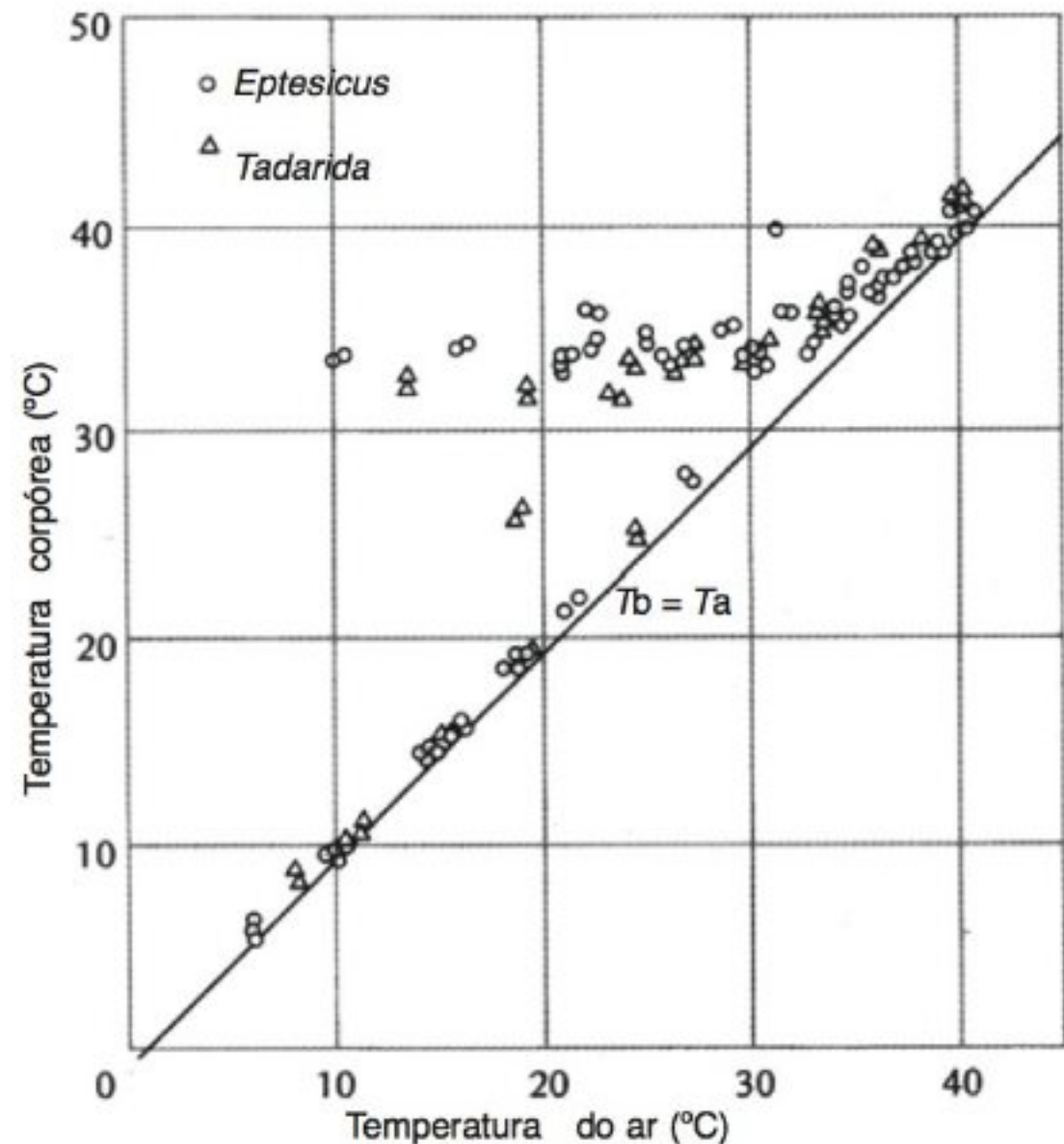


Fig. 7.27 Temperaturas corpóreas de duas espécies de morcegos da América do Norte. A baixas temperaturas do ar, esses morcegos podem estar ativos com temperaturas corpóreas em torno de 34°C, ou letárgicos, com temperaturas corpóreas próximas à temperatura do ar (Herreid e Schmidt-Nielsen, 1966).

do na figura 7.27, que apresenta temperaturas corpóreas medidas em duas espécies norte-americanas de morcegos. A temperaturas abaixo de cerca de 30°C, esses morcegos podem ficar letárgicos ou apresentar temperaturas corpóreas um ou dois graus acima da temperatura do ar, ou podem estar metabolicamente ativos, com temperaturas corpóreas normais, entre 32 e 36°C. Mesmo a temperaturas do ar abaixo de 10°C, esses morcegos podem ficar letárgicos ou ativos.

Os dois morcegos são de tamanho similar; o maior, o grande morcego marrom (*Eptesicus fuscus*), que pesa cerca de 16 g, é encontrado em grande parte dos Estados Unidos e, pelo menos, na região mais ao norte da sua distribuição geográfica ele hiberna. A espécie menor, o morcego mexicano de cauda livre (*Tadarida mexicana*), pesa cerca de 10 g e vive na região quente e seca do sudoeste dos Estados Unidos e no México. No inverno, ele migra em direção ao sul e não se sabe se hiberna.

A resposta à temperatura baixa dessas espécies é surpreendentemente semelhante, embora na natureza uma

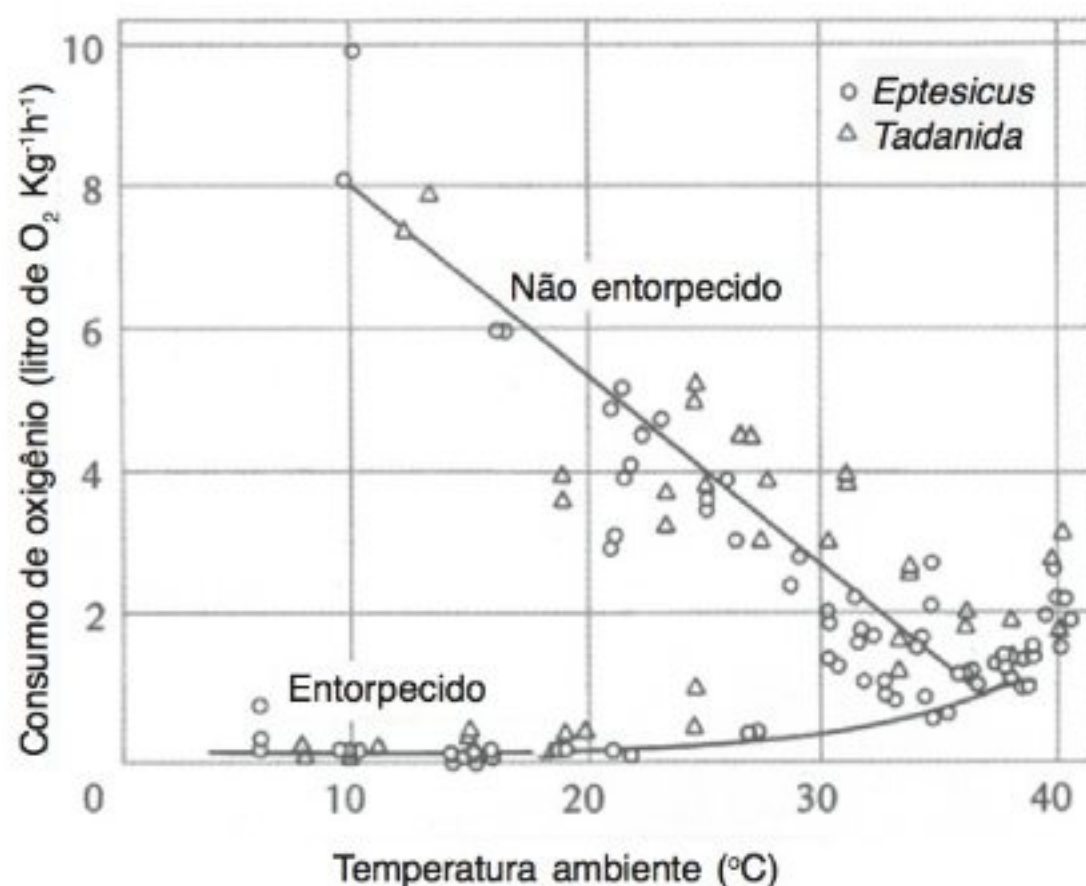


Fig. 7.28 O consumo de oxigênio dos morcegos ativos aumenta com a diminuição da temperatura ambiente; o consumo de oxigênio dos morcegos entorpecidos cai para uma pequena fração da taxa do animal ativo (as mesmas espécies de morcegos estão na Fig. 7.27) (Herreid e Schmidt-Nielsen, 1966).

hiberna e a outra, não. O consumo de oxigênio daqueles indivíduos que mantêm uma temperatura corpórea elevada, à temperatura baixa do ar, apresenta o padrão homeotérmico típico. À medida que a temperatura ambiental diminui, o custo para a manutenção do calor interno reflete-se no aumento do consumo de oxigênio, que está no nível mínimo em torno de 35°C (Fig. 7.28). Aqueles indivíduos que entram em torpor, entretanto, apresentam taxas metabólicas muito baixas. Por exemplo, a 15°C, a diferença entre o consumo de oxigênio de um morcego ativo e um em torpor é de cerca de 40 vezes. Desse modo, o morcego em torpor utiliza combustível a uma taxa quarenta vezes menor que a do ativo, e sua reserva de gordura dura 40 vezes mais.

A quantidade de energia que pode ser poupada no estado de torpor foi analisada mais atentamente por Tucker (1965a, b, 1966). O consumo de oxigênio durante o torpor é facilmente determinado, porém, o custo energético necessário para o reaquecimento do animal, ao término de um período de torpor, deve ser incluído no custo. Tucker estudou o camundongo de bolso da Califórnia (*Perognathus californicus*) e verificou que, por um curto período de torpor, o custo energético do reaquecimento contribuía substancialmente para o custo total.

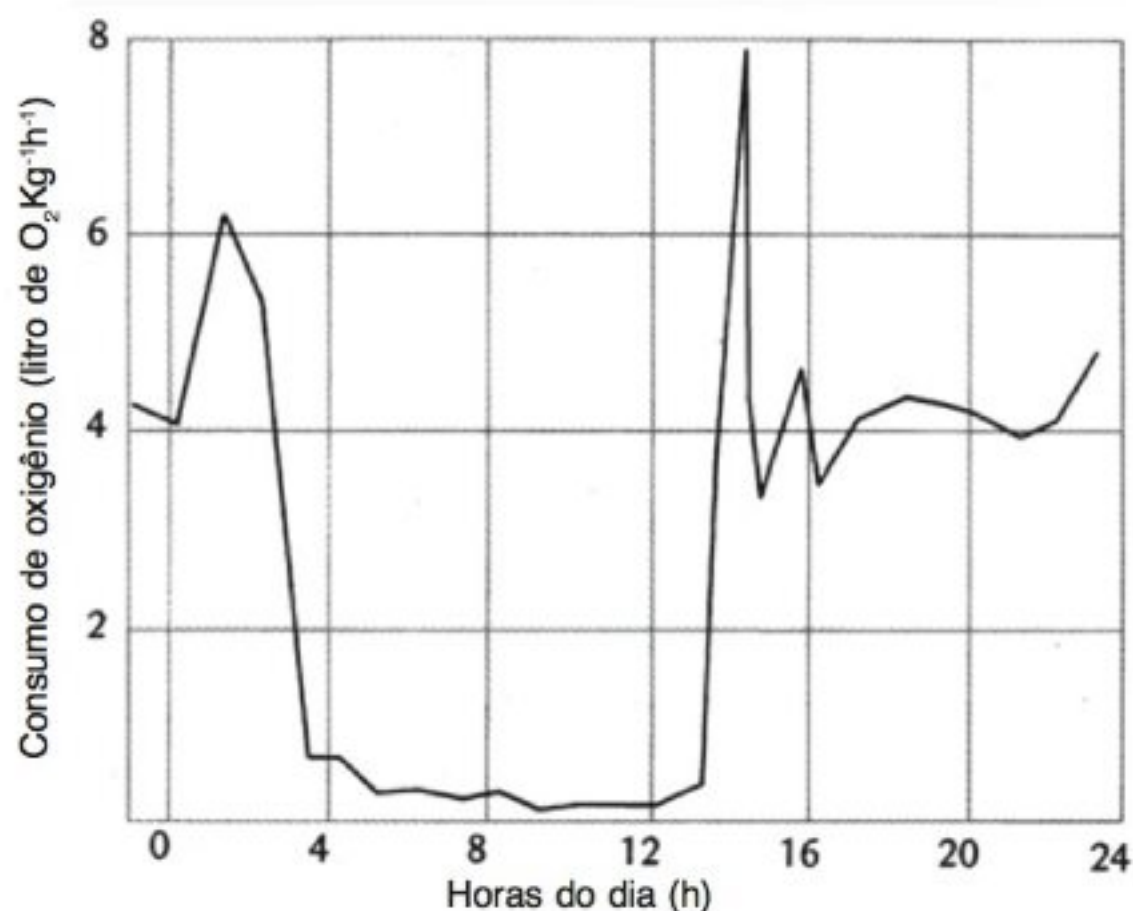


Fig. 7.29 Consumo de oxigênio durante um período de 24 horas de um camundongo de bolso mantido sob restrição alimentar de 1,5 g de sementes por dia. Durante 9 horas, o animal ficou entorpecido e apresentou uma taxa de consumo de oxigênio muito baixa, seguida de um pico, quando retornou ao estado de atividade. A temperatura do ar foi de 15°C (Tucker, 1965a).

O camundongo de bolso pesa cerca de 20 g e rapidamente entra em torpor a qualquer temperatura ambiental entre 15 e 32°C. Abaixo de 15°C, o estado de torpor normal é rompido e os animais, geralmente, não podem despertar por si próprios; em outras palavras, se resfriados abaixo de 15°C, serão incapazes de produzir calor metabólico suficiente para que o ciclo de reaquecimento seja iniciado.

O camundongo de bolso entra em estado de torpor muito mais rapidamente se o suprimento alimentar for restrito. Com uma restrição gradual do suprimento alimentar, ocorrem períodos cada vez mais prolongados de torpor. Dessa forma, um camundongo de bolso pode manter seu peso corpóreo com um suprimento alimentar que é cerca de um terço do que é normalmente consumido quando em atividade. Um gráfico característico para o consumo de oxigênio de um camundongo de bolso, sob restrição alimentar, é apresentado na figura 7.29. Esse indivíduo em particular recebeu 1,5 g de sementes por dia e com esse suprimento ficou entorpecido por aproximadamente 9 horas, em cada ciclo de 24 horas. Embora o suprimento alimentar fosse menos da metade do que o animal normalmente necessitaria se permanecesse ativo, ele manteve seu peso corpóreo constante.

O que acontece primeiro quando um animal entra em estado de torpor? Ocorre inicialmente a perda de calor, a temperatura corpórea, então, cai, a taxa metabólica, portanto, diminui, acelerando, dessa maneira, a queda da temperatura? Ou o animal diminui sua taxa metabólica, a temperatura corpórea começa a cair, a diminuição da temperatura causa uma redução adicional na produção de calor e assim por diante?

A partir de dados sobre produção e perda de calor durante todos os estágios do ciclo de torpor, essa questão pôde ser respondida. A conclusão é que a entrada em estado de torpor pode ser resultante simplesmente da interrupção de qualquer aumento termorregulatório no metabolismo a temperaturas do ar abaixo da temperatura crítica inferior (cerca de $32,5^{\circ}\text{C}$ para o camundongo de bolso). A qualquer temperatura abaixo desse ponto, uma redução isolada na taxa metabólica para o nível termoneutro de repouso, na ausência de alteração da condutância, causa uma diminuição na temperatura corpórea. Em outras palavras, não há necessidade de um mecanismo especial para aumentar a perda de calor. À medida que a temperatura começa a cair, o metabolismo diminui e o camundongo de bolso passa gradativamente ao estado de torpor, com uma queda adicional na produção de calor e da temperatura corpórea.

O despertar pode ocorrer a qualquer temperatura acima de 15°C se o animal passar a produzir o máximo de calor naquela temperatura, que é em torno de 10 a 15 vezes o consumo mínimo de oxigênio na mesma temperatura. O despertar é, assim, um processo ativo que requer um gasto significativo de energia por um período considerável, até que a temperatura corpórea tenha atingido os níveis normais.

Se um camundongo de bolso entrar em estado de torpor a 15°C e imediatamente despertar de novo, ele poupará energia ou o custo para o reaquecimento será muito alto? A diminuição na temperatura corpórea demora cerca de duas horas e o consumo total de oxigênio durante este período é de $0,7\text{ ml de O}_2$ por grama. Se o despertar ocorrer imediatamente a seguir, a temperatura corpórea normal será atingida em $0,9$ hora, com um gasto de $5,8\text{ ml de O}_2$ por grama. A entrada em estado de torpor e logo a seguir o despertar imediato, portanto, consomem um total de $6,5\text{ ml de O}_2$ por grama em $2,9$ horas. O gasto para a manutenção da temperatura corpórea normal durante o mesmo período, a uma temperatura ambiental de 15°C , seria de $11,9\text{ ml de O}_2$ por grama. Assim, esse

período de torpor consome somente 55% da energia necessária para manter o calor interno pelo mesmo período (Tucker, 1965b).

A permanência em estado de torpor por períodos mais prolongados, por exemplo, 10 horas, é ainda mais favorável para o animal. Devemos, agora, adicionar ao gasto de entrada e despertar, calculado previamente, o gasto de $7,1$ horas a 15°C , que é $1,2\text{ ml de O}_2$ por grama, contabilizando um total para um ciclo de 10 horas, incluindo a entrada e o despertar, de $7,7\text{ ml de O}_2$ por grama. Isso é menos de 20% do gasto para a manutenção da temperatura corpórea normal por 10 horas, que a 15°C seria de mais de 40 ml de O_2 por grama.

Pode-se observar que, em todos esses casos, o gasto do despertar é a parte principal do gasto do ciclo do torpor. Para o período de 10 horas de torpor, o gasto isolado do despertar é 75% do gasto energético total para o período.

A ocorrência universal do torpor como uma resposta a condições desfavoráveis sugere que essa capacidade é uma característica bastante fundamental. Entre os animais que conseguem entrar em estado de torpor estão o équidna ovíparo (*Tachyglossus aculeatus*), que está relacionado de forma apenas remota com os mamíferos modernos. O équidna é, normalmente, um excelente regulador de temperatura no frio e consegue manter sua temperatura corpórea normal a temperaturas próximas do congelamento (Schmidt-Nielsen e col., 1966). Entretanto, quando está sob privação alimentar e mantido a 5°C , rapidamente passa ao estado de torpor. A frequência cardíaca diminui de cerca de 70 para 7 batimentos por minuto e a temperatura corpórea permanece em torno de $+5,5^{\circ}\text{C}$. Nesse estado, o consumo de oxigênio do équidna fica em torno de $0,03\text{ ml de O}_2\text{ g}^{-1}\text{ h}^{-1}$, a grosso modo, um décimo do seu consumo normal de oxigênio em repouso (Augee e Ealey, 1968).

Mecanismos de controle

O torpor e a hibernação estão sob controle fisiológico preciso. Já foi discutido como a duração do torpor diário de um camundongo de bolso é ajustada em relação ao suprimento alimentar e à necessidade de economia de energia. É claro que não somente a passagem ao estado de torpor, mas também a duração do ciclo e o processo de despertar devem ser regulados com precisão.

Na natureza, o início do ciclo de hibernação é geralmente associado ao período do ano, porém, não é

necessariamente induzido pela temperatura baixa ou falta de alimentos adequados. O ciclo anual de hibernação é influenciado pela duração do ciclo diário de luminosidade e está associado a ciclos endócrinos. Por exemplo, muitas vezes, é impossível induzir, mesmo um bom hibernante, a iniciar o ciclo de torpor durante o princípio do verão e, especialmente, durante o período de reprodução.

O animal em torpor, com sua temperatura corpórea baixa, parece completamente passivo: não consegue realizar movimentos coordenados e mal reage aos estímulos sensoriais. À primeira vista, assemelha-se a um animal de sangue frio que foi resfriado. Todos nós já tivemos uma sensação de dormência nos dedos quando as mãos estão frias, pois a condução nervosa é interrompida a temperaturas um pouco abaixo de 10 a 15°C, e nada é sentido (a razão pela qual ainda se pode mover os dedos frios é que os músculos apropriados estão localizados acima da mão, na porção inferior do braço).

Se os nervos de um animal hibernante se tornassem inoperantes a temperaturas baixas, o sistema nervoso não poderia continuar coordenado, digamos, a 5°C. Apesar do ritmo mais lento, ainda assim a respiração e outras muitas funções continuam a existir de modo bastante coordenado. Se a temperatura ambiental diminuir ao redor ou abaixo de zero, alguns hibernantes morrerão. Outros, entretanto, podem responder de duas maneiras possíveis, não deixando dúvidas acerca da integridade do sistema nervoso central. Ou despertam e voltam ao estado de completa atividade, ou resistem à diminuição na temperatura corpórea, devido a um aumento regulado da produção de calor, mantendo a temperatura corpórea a um nível baixo, digamos, +5°C.

Tal produção de calor bem regulada não requer, na realidade, um sistema nervoso central bem coordenado. Por exemplo, o ouriço europeu mantém sua temperatura corpórea entre +5°C e +6°C à medida que a temperatura ambiental cai abaixo de zero. Isso evita lesões por congelamento, ao mesmo tempo em que poupa combustível, pois elimina a necessidade de um dispendioso despertar completo e, portanto, o custo de manter a temperatura corpórea elevada do estado ativo. Para um hibernante que pode ficar exposto a temperaturas abaixo de zero várias vezes durante o inverno, tais atos repetitivos de despertar se revelariam, provavelmente, muito dispendiosos; manter uma temperatura corpórea

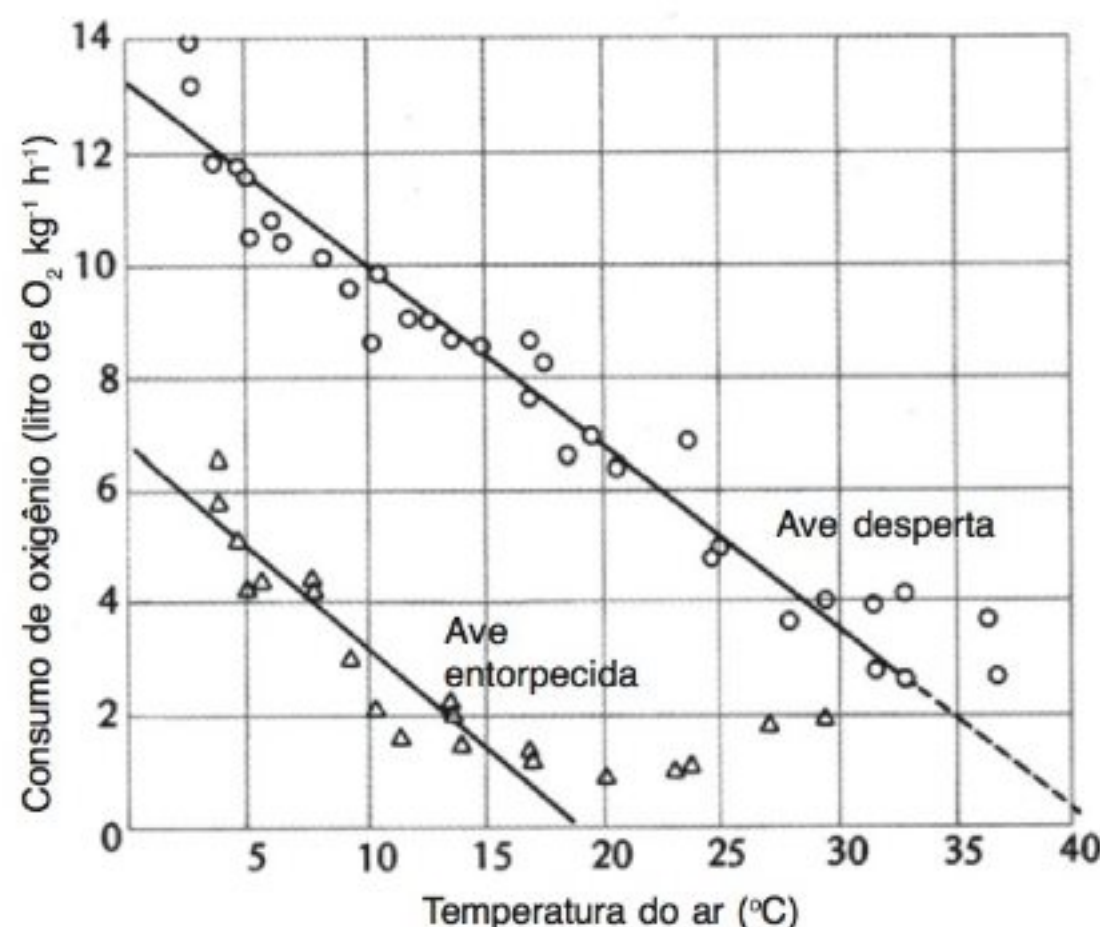


Fig. 7.30 Consumo de oxigênio do beija-flor tropical *Eulampis*. Quando desperto, o consumo de oxigênio aumenta linearmente com a diminuição da temperatura. No animal em torpor, o consumo de oxigênio é reduzido a um nível baixo, mas, se a temperatura do ar estiver abaixo de 18°C, o animal produzirá mais calor e manterá sua temperatura corpórea entre 18 a 20°C, sem despertar do torpor (Hainsworth e Wolf, 1970).

baixa, o suficiente para evitar o congelamento, é muito mais econômico.

Foi observado um similar estado bem regulado de torpor no beija-flor antilhano, *Eulampis jugularis*, que como os outros beija-flores rapidamente passa ao estado de torpor. A temperatura do *Eulampis*, quando entorpecido, aproxima-se da temperatura do ar, porém, se a temperatura do ar cair abaixo de 18°C, o *Eulampis* resistirá a uma queda adicional e manterá sua temperatura corpórea constante entre 18 e 20°C. Abaixo desse ponto, a produção de calor deverá, portanto, ser aumentada (Fig. 7.30) e o aumento deverá estar linearmente relacionado à diminuição da temperatura ambiental.

O *Eulampis* é particularmente interessante, pois é um caso evidente de torpor em um animal tropical homeotermo, demonstrando que a letargia não está restrita a animais de climas frios. Da mesma forma, a taxa metabólica bem regulada a dois diferentes níveis de temperatura certamente revela que o torpor de modo algum é uma deficiência no processo de termorregulação. Outro aspecto interessante é que a condutância de calor total (a inclinação da reta de regressão metabólica) é a mesma no beija-flor entorpecido e desperto.

Despertar

O reaquecimento durante o despertar, como foi visto, é do ponto de vista metabólico, a parte mais dispendiosa do ciclo de torpor. O animal, ao despertar, exhibe tremores e contrações musculares intensas e, aparentemente, utiliza combustível a uma taxa máxima. Entretanto, não somente os músculos, mas também um tipo particular de tecido, conhecido como *gordura marrom*, é importante no processo de reaquecimento.

A gordura marrom é encontrada em menores e maiores porções ao longo do pescoço e, principalmente, entre os ombros. As células são preenchidas por gordura, porém, em contraste com as células lipídicas brancas, encontram-se repletas de grandes mitocôndrias, que dão à gordura marrom sua cor característica. O tecido possui um abundante suprimento de sangue e é enervado por nervos simpáticos.

Nas células da gordura marrom, a respiração mitocondrial está desacoplada do mecanismo de síntese de ATP, de forma que a energia de oxidação é dissipada como calor, em vez de ser usada para a síntese de ATP. Uma proteína especial, com um peso molecular de 32.000, conhecida como *termogenina*, é responsável pelo desacoplamento. Como resultado, a gordura é oxidada e o calor é produzido a uma taxa extremamente alta. As células usam a gordura armazenada, mas podem também utilizar substratos fornecidos pelo sangue (Himms-Hagen, 1985). A produção de calor é desencadeada pela ação da noradrenalina ou por estimulação nervosa.

A gordura marrom é encontrada em todos os animais que hibernam, mas também está presente em muitos mamíferos recém-nascidos, incluindo os seres humanos, para os quais sua importância reside na produção de calor e manutenção da temperatura corpórea. Na maioria dos mamíferos adultos, a gordura marrom é perdida, mas nos hibernantes permanece de forma proeminente. Durante o despertar, grande quantidade de calor é produzida pela gordura marrom e, devido ao sangue venoso retornar diretamente ao coração, esse órgão essencial é rapidamente aquecido.

É característico do hibernante, ao despertar, não apresentar a mesma temperatura ao longo de todo o corpo; o reaquecimento está longe de ser uniforme. A figura 7.31 apresenta temperaturas registradas separadamente na bolsa bucal e no reto de um hamster ao

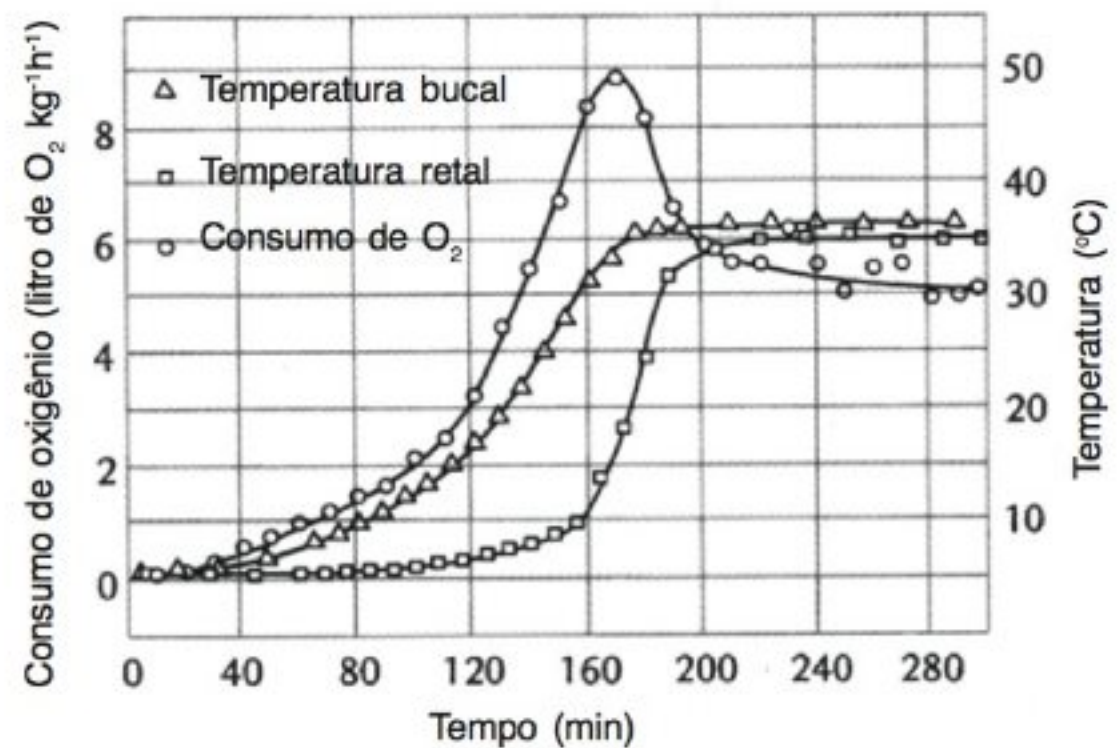


Fig. 7.31 O aumento de temperatura em um hamster que desperta da hibernação ocorre mais rapidamente na porção anterior do corpo (temperatura da bolsa bucal) e mais lentamente na porção posterior (temperatura retal) (Lyman, 1948).

despertar. A porção anterior do corpo, a qual contém os órgãos vitais, como o coração e o cérebro, é aquecida muito mais rapidamente que a parte posterior. O reaquecimento do coração não é somente essencial, mas deve ser a etapa inicial, pois o coração é necessário para prover a circulação do sangue e oxigênio para todos os outros órgãos. As principais massas de gordura marrom estão, também, localizadas na parte anterior do corpo. Os registros mostram que, apenas quando a porção anterior tiver atingido temperaturas próximas à normal, a porção posterior entra no processo de reaquecimento. Nesse momento, quando o corpo inteiro atinge rapidamente a temperatura normal, há um pico no consumo de oxigênio, que posteriormente declina e estabiliza-se no nível normal.

O aumento desigual da temperatura nas várias partes do organismo conduz a uma conclusão inevitável: durante os estágios iniciais do despertar, o fluxo sanguíneo é direcionado quase que exclusivamente aos órgãos vitais na porção anterior do corpo e, enquanto essa parte não estiver reaquecida, a circulação não irá aumentar substancialmente nas porções posteriores.

O fluxo sanguíneo para os vários órgãos pode ser acompanhado por meio de marcadores radiativos. Tais estudos demonstraram que os músculos esqueléticos, na porção anterior dos animais que despertam, recebem mais de 16 vezes a quantidade de sangue que chega no

animal desperto. Isso confirma que os músculos são altamente envolvidos no aumento da produção de calor.

Durante o início do despertar, os músculos da porção posterior do animal recebem somente um décimo da quantidade de sangue que chega na porção anterior. Entretanto, a gordura marrom recebe ainda mais sangue que os músculos mais ativos, envolvendo, como consequência, esse tecido na produção de calor durante o despertar. Como seria de se esperar, o trato digestivo, em particular o intestino delgado, está entre os tecidos que recebem a menor quantidade de sangue durante o despertar (Johansen, 1961).

É surpreendente que o tecido adiposo marrom, que é tão importante para os mamíferos hibernantes, parece estar ausente em muitas aves que regularmente hibernam, como beija-flores, apodídeos e falcões noturnos (Johnson, 1971). Todavia, parece que a musculatura das aves aclimatadas ao frio pode produzir calor sem o tremor (Carey e col., 1993).

TEMPERATURA CORPÓREA EM ANIMAIS DE “SANGUE FRIO”

Aves e mamíferos são tradicionalmente conhecidos como animais de sangue quente e a expressão animais de sangue frio é usada para todos os outros animais. Entretanto, mesmo sendo insatisfatórias, essas expressões encontram-se bastante consolidadas e serão aqui usadas, pois não existe nenhuma palavra melhor que seja ao mesmo tempo completa e precisa.

A maioria dos animais de sangue frio encontra-se mais ou menos à mercê do ambiente com respeito à temperatura corpórea atingida. Entretanto, alguns animais, conhecidos como de sangue frio, podem e conseguem manter-se mais quentes que o meio no qual vivem, seja no ar ou na água. O que eles podem conseguir nesse particular é regido por princípios físicos simples, embora algumas das soluções pareçam bastante criativas.

Retornemos à equação do equilíbrio térmico da página 253 e rearranjemos os termos, deixando apenas o termo relativo ao armazenamento de calor (H_s) no lado esquerdo. No lado direito, estão a produção de calor total (H_{tot}) e as trocas de calor por radiação (H_r), por condução e convecção (H_c) e por evaporação (H_e). Se a temperatura corpórea for mais elevada que a do meio circundante, os termos para condução (H_c) e evapora-

ção (H_e) significarão perda de calor e serão negativos. Logo, a equação pode ser escrita:

$$H_s = H_{tot} \pm H_r - H_c - H_e$$

Se o objetivo for aumentar a temperatura corpórea, deveremos verificar o que o animal pode fazer para maximizar o armazenamento de calor (H_s).

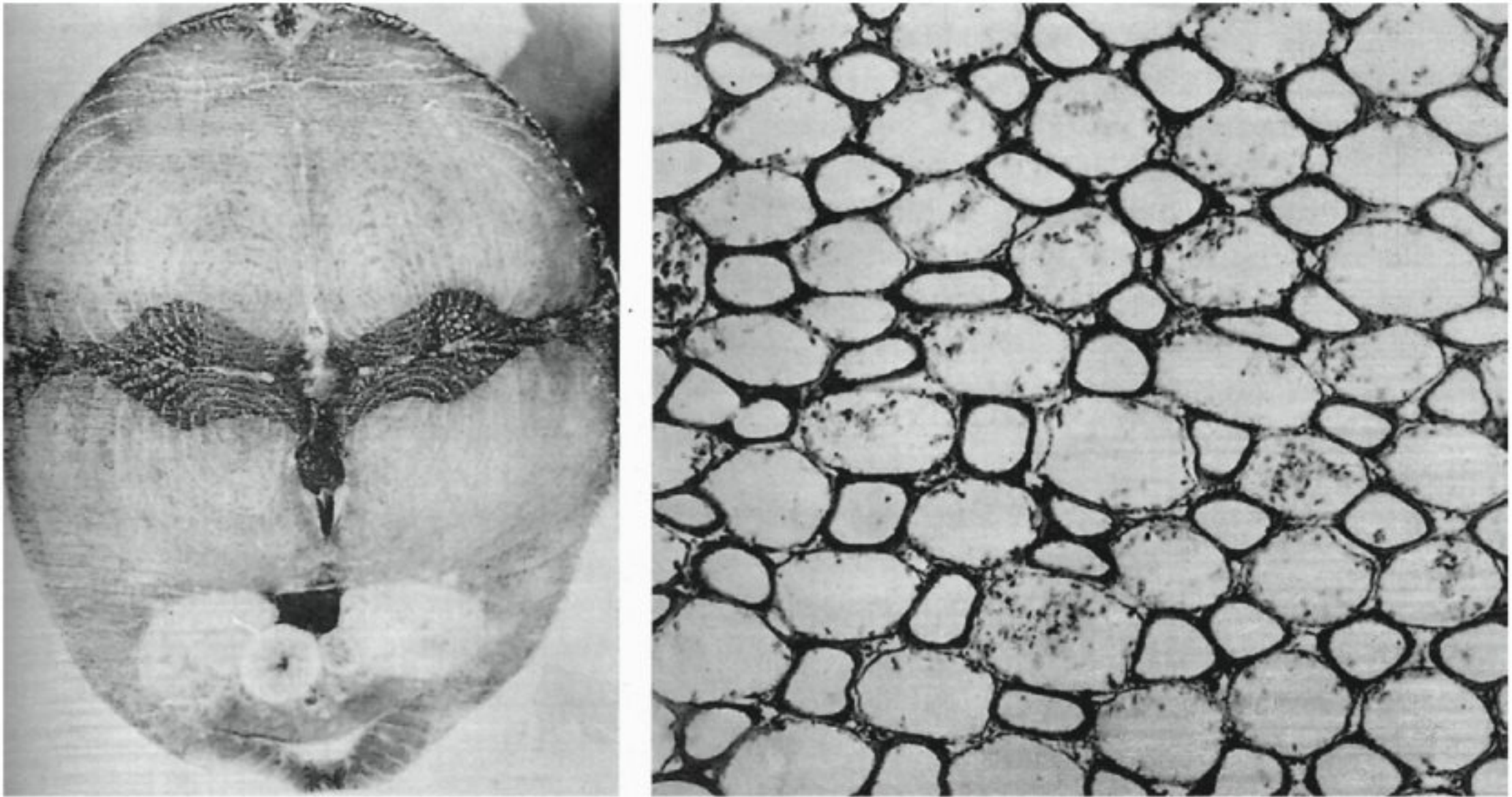
Animais aquáticos

Para o animal aquático, a situação é simples, pois na água não há evaporação, assim como nenhuma fonte significativa de radiação (a radiação infravermelha é rapidamente absorvida pela água). Isso resulta na equação: $H_s = H_{tot} - H_c$. Apenas dois parâmetros podem ser manipulados a fim de aumentar o armazenamento de calor: a produção total de calor deve ser aumentada ou a perda de calor por condução precisa ser minimizada.

Os animais muito grandes, como as tartarugas marinhas, apresentam certas vantagens apenas por causa do seu tamanho. A tartaruga *leatherback*, por exemplo, pode pesar mais de 900 kg e é encontrada desde os trópicos até mais ao norte do Círculo Ártico. Estes animais possuem uma taxa metabólica relativamente alta, mas o mais importante é que a sua massa bruta é um fator significativo na minimização da perda de calor. Além de um animal grande apresentar uma área de superfície relativamente pequena, o tamanho grande também permite uma circulação reduzida para uma camada relativamente espessa de tecidos superficiais, que serve, então, como camada isolante.

Já que esta tartaruga consegue manter uma temperatura corpórea de mais de 25°C na água a 7,5°C, a combinação da taxa metabólica aumentada com o isolamento periférico é suficiente para que o animal mantenha uma temperatura central alta (Paladino e col., 1990). Considerações similares foram usadas para afirmar que os dinossauros possuíam “sangue quente”, uma hipótese que tem seus consideráveis méritos, mas levou a controvérsias apaixonadas que ainda não foram finalmente resolvidas (Farlow e col., 1995).

Em razão da alta condutividade térmica e do elevado calor específico da água, um animal pequeno perde calor rapidamente e não tem chances de atingir temperatura corpórea muito diferente da do meio. Ainda que apresentasse um nível elevado de produção de calor (taxa metabólica), ele necessitaria de oxigênio para sustentá-la.



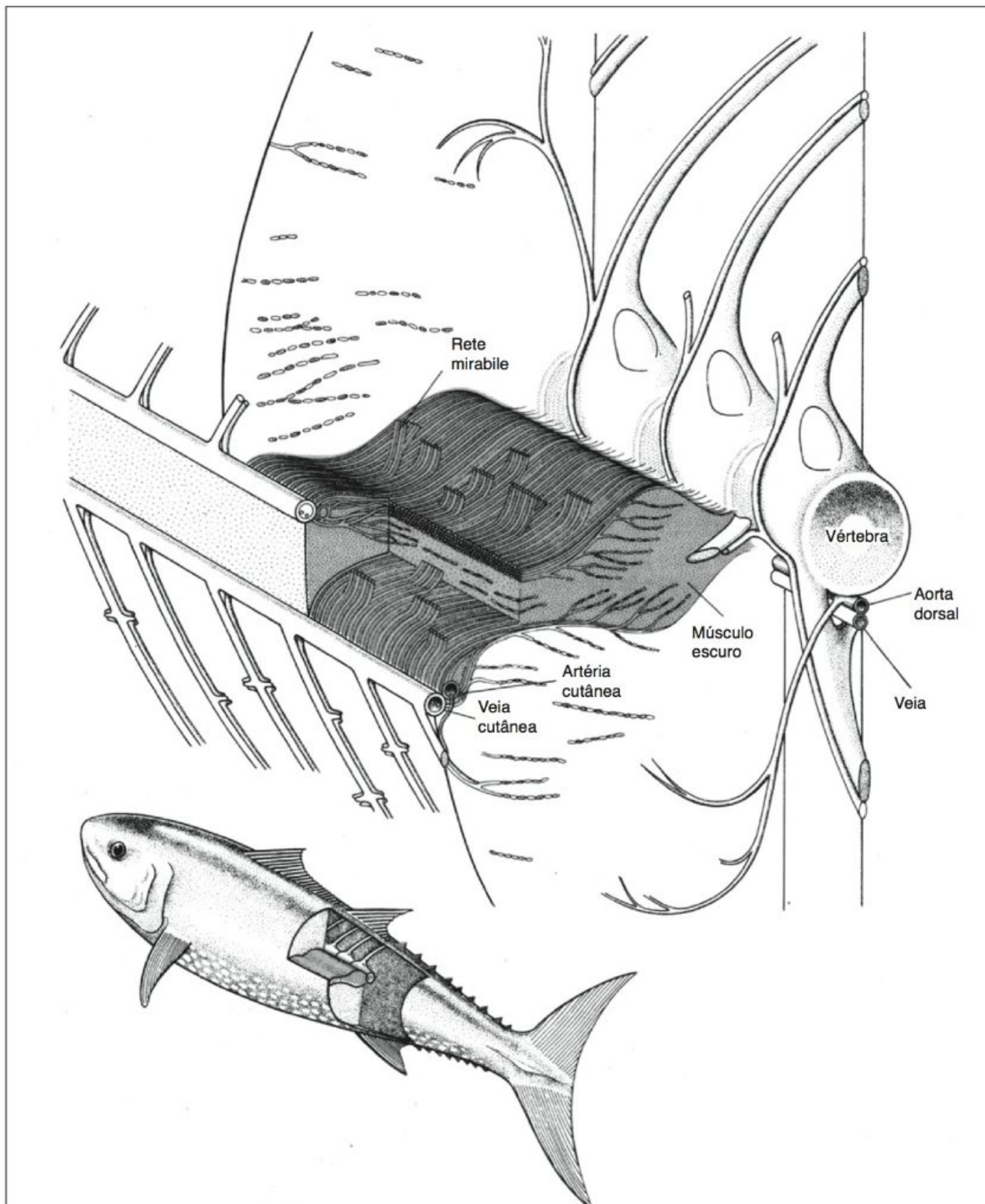
TROCADORES DE CALOR Secção transversal de um bonito (*Katsuwonis pelamis*) de 2 kg que mostra como esta poderosa máquina nadadora consiste principalmente de músculo (esquerda). O músculo vermelho, que é mantido a temperaturas elevadas, parece quase preto na fotografia. Em alguns atuns, o trocador de calor está localizado nas porções laterais, mas, no bonito, logo abaixo da coluna vertebral, quase exatamente no centro geométrico da fotografia. Uma secção transversal do trocador de calor vascular (direita) apresenta, a grosso modo, um número igual de artérias e veias. As artérias (menores e de paredes espessas) são entremeadas por veias (maiores e de paredes delgadas). O diâmetro das artérias é em torno de 0,04 mm e das veias 0,08 mm, o comprimento é de cerca de 10 mm. (Cortesia de E. D. Stevens, Universidade de Guelph, Ontário.)

É nesse ponto que começa o problema. Uma taxa elevada de tomada de oxigênio requer uma grande superfície branquial e sangue para o transporte de oxigênio. À medida que o sangue circula pelas brânquias, é inevitavelmente resfriado à temperatura da água. A membrana branquial, que deve ser delgada o suficiente para permitir a passagem de oxigênio, praticamente não constitui barreira para a perda de calor. O sangue é, por esse motivo, resfriado à temperatura da água e é impossível para o animal atingir uma temperatura elevada, a menos que um trocador de calor seja colocado entre as brânquias e os tecidos.

Essa solução é usada por alguns peixes grandes e que nadam muito depressa (p. ex., atuns e tubarões), para conseguir um controle independente da temperatura em partes limitadas do corpo. Eles possuem trocadores de calor que permitem a manutenção de temperaturas elevadas em seus músculos natatórios, independentemente da água em que nadam.

Os trocadores de calor que suprem os músculos da natação do atum são, em princípio, semelhantes aos trocadores de calor por contracorrente encontrados na nadadeira da baleia, porém, do ponto de vista anatômico, estão dispostos de um modo um tanto diferente. No peixe comum, os músculos da natação são supridos por sangue da grande aorta dorsal, que passa ao longo da coluna vertebral e emite ramos para a periferia. No atum, esse padrão é diferente.

Os vasos sangüíneos que suprem os músculos vermelhos escuros (que o atum utiliza para nadar em velocidade cruzado) estendem-se ao longo da lateral do peixe, logo abaixo da pele. Esses grandes vasos dão origem a muitos vasos sangüíneos delgados paralelos, que formam uma placa na qual as artérias são densamente entremeadas por veias, as quais, por sua vez, estendem-se na direção oposta (Fig. 7.32). Isso faz com que a extremidade fria do trocador de calor fique na superfície do peixe e a extremidade quente, nos músculos.



◀ **Fig. 7.32** O suprimento sanguíneo para os músculos da natação do atum passa através de um trocador de calor, que é disposto de modo que esses músculos conservem uma temperatura elevada, embora o sangue arterial esteja à temperatura da água. Uma rede de vasos sanguíneos assim disposta é conhecida como uma *rete mirabile*, que significa “rede maravilhosa” (Carey e Teal, 1966).

O sangue arterial proveniente das brânquias tem a mesma temperatura da água e, como esse sangue circula em artérias delgadas entre as veias, ele absorve calor do sangue venoso que vem dos músculos. A troca de calor é facilitada pelo pequeno diâmetro dos vasos, em torno de 0,1 mm. Quando o sangue venoso atinge as grandes veias sob a pele, ele perde calor, o qual retorna ao músculo via sangue arterial.

Como resultado, o atum consegue manter temperaturas no interior dos músculos até 14°C mais elevadas do que a da água em que ele nada.

A vantagem de manter os músculos da natação aquecidos é que a temperatura elevada aumenta sua potência.* Uma potência elevada permite ao atum uma alta taxa de natação, relativamente independente da temperatura da água e isso, por sua vez, permite ao atum perseguir com sucesso presas que nadam muito rápido, como os peixes pelágicos (p. ex., cavalinha) ou a lula. A maior vantagem, provavelmente, é tornar o atum relativamente independente de alterações abruptas na temperatura da água à medida que se move com rapidez entre a superfície e as águas mais profundas.

Vários dos grandes tubarões possuem trocadores de calor semelhantes que permitem que seus músculos mantenham-se consideravelmente mais quentes que a água em que nadam (Carey e col., 1971).

O atum desfruta de uma vantagem adicional das diferenças substanciais de temperatura entre as várias partes do corpo. Trocadores de calor separados permitem que os órgãos digestivos e o fígado mantenham-se a uma temperatura elevada. A elevada potência dos músculos requer uma alta taxa de fornecimento de substratos e isso estimula um ritmo rápido de digestão, que é

mais prontamente obtido por uma temperatura elevada no trato digestivo (Carey e col., 1984).

Os peixes-espadas e os marlins e barracudas, relacionados do ponto de vista filogenético, possuem uma habilidade notável para manter os olhos e coração aquecidos, também pelo uso de trocadores de calor por contracorrente, para impedir a perda de calor. Esses peixes predadores têm alguns dos maiores olhos entre os animais. Um peixe-espada grande tem olhos do tamanho de uma toranja, que sem dúvida são muito úteis na perseguição de uma presa em águas frias, onde a luminosidade é mínima.

Nesses peixes, não é o olho ou o cérebro que produz grandes quantidades de calor; o calor é produzido em um órgão especial que é derivado de um dos músculos do olho. O órgão perdeu suas características contráteis, porém, possui amplos sistemas de membranas que correspondem ao que nas células musculares é conhecido como o retículo sarcoplasmático (Block, 1986). O desacoplamento da síntese de ATP parece estar associada ao aumento no fluxo de íons Ca^{2+} através dessas membranas (Block, 1987).

Órgãos similares de aquecimento de olhos e cérebro são também observados em alguns tubarões grandes, os tubarões *porbeagle* e *mako* (Block e Carey, 1985).

Façamos agora a comparação entre peixes de sangue quente e mamíferos marinhos, considerando suas principais diferenças e semelhanças. As focas e baleias possuem superfícies altamente isoladas (gordura); a perda de calor nas extremidades é reduzida pelos trocadores de calor. Mais importante ainda são animais que respiram o ar e, portanto, o sangue não é resfriado à temperatura da água nas superfícies respiratórias. Os peixes de sangue quente não obteriam vantagem se tivessem um melhor isolamento térmico na superfície, pois todo o sangue arterial proveniente das brânquias já se encontra à temperatura da água. Eles conseguem um controle independente da temperatura em partes limitadas do corpo, pela localização estratégica de trocadores de calor eficientes, que ajudam a reter o calor produzido no local.

Animais terrestres

O equilíbrio térmico de animais terrestres compreende todos os termos relacionados na equação da página 284. Para elevar a temperatura corpórea (isto é,

* A força exercida por um músculo que contrai é relativamente independente da temperatura e o trabalho realizado em uma única contração (trabalho = força x distância) é, portanto, também independente da temperatura. Entretanto, à temperatura mais elevada, o músculo contrai mais rapidamente e, devido ao aumento do número de contrações por unidade de tempo, a potência (trabalho por unidade de tempo) aumenta de acordo.

para aumentar o armazenamento de calor), é importante reduzir a evaporação e a perda de calor por condução e maximizar o ganho de calor por radiação e pela produção metabólica de calor. A única fonte de radiação comumente existente é o sol e, na ausência de radiação solar, a produção metabólica de calor é o único modo de aumentar o ganho de calor. Naturalmente, fontes de calor externa e interna (isto é, sol e metabolismo) podem ser usadas simultaneamente, porém, é mais econômico utilizar uma fonte externa do que um combustível do corpo.

A radiação solar é usada, principalmente, por insetos e répteis. Para aumentar a quantidade de energia radiante absorvida, esses animais dependem de sua coloração e posição em relação ao sol. Muitos répteis conseguem mudar de cor pela dispersão ou contração de células de pigmento preto localizadas na pele. Como cerca de metade da energia da radiação solar encontra-se na luz visível, a pele escura aumenta substancialmente a quantidade de energia solar que é absorvida em relação à quantidade que é refletida. A absorção no infravermelho próximo não é muito afetada pela mudança de cor, pois a superfície do animal já está próxima de ser “preta” neste intervalo do espectro.

O outro modo de elevar o ganho de calor, a partir da radiação solar, é aumentando a área de exposição. Isso é obtido, orientando o corpo em ângulos retos em relação aos raios solares, esticando as patas e achatando o corpo. Dessa maneira, um lagarto consegue atingir uma temperatura muito mais elevada que a do ar circundante. Quando uma temperatura adequada é atingida, o aquecimento adicional é evitado pelo clareamento da cor da pele e mudança da orientação para uma postura mais paralela aos raios solares e, eventualmente, a ida para a sombra. A temperatura do substrato é também importante, pois um lagarto frio pode colocar-se em íntimo contato com uma pedra quente e, desse modo, aumentar o ganho de calor.

A temperatura que um lagarto pode atingir pelo próprio aquecimento sob o sol pode ser impressionante. Nas montanhas do Peru, a uma altitude de 4.000 m, onde a temperatura do ar é baixa, mesmo no verão, o lagarto *Liolaemus* permanece ativo e expõe-se a temperaturas abaixo de zero. Um lagarto que pesa 108 g foi amarrado ao sol pela manhã, enquanto a temperatura do ar era ainda de -2°C . Na próxima hora, a temperatura do ar

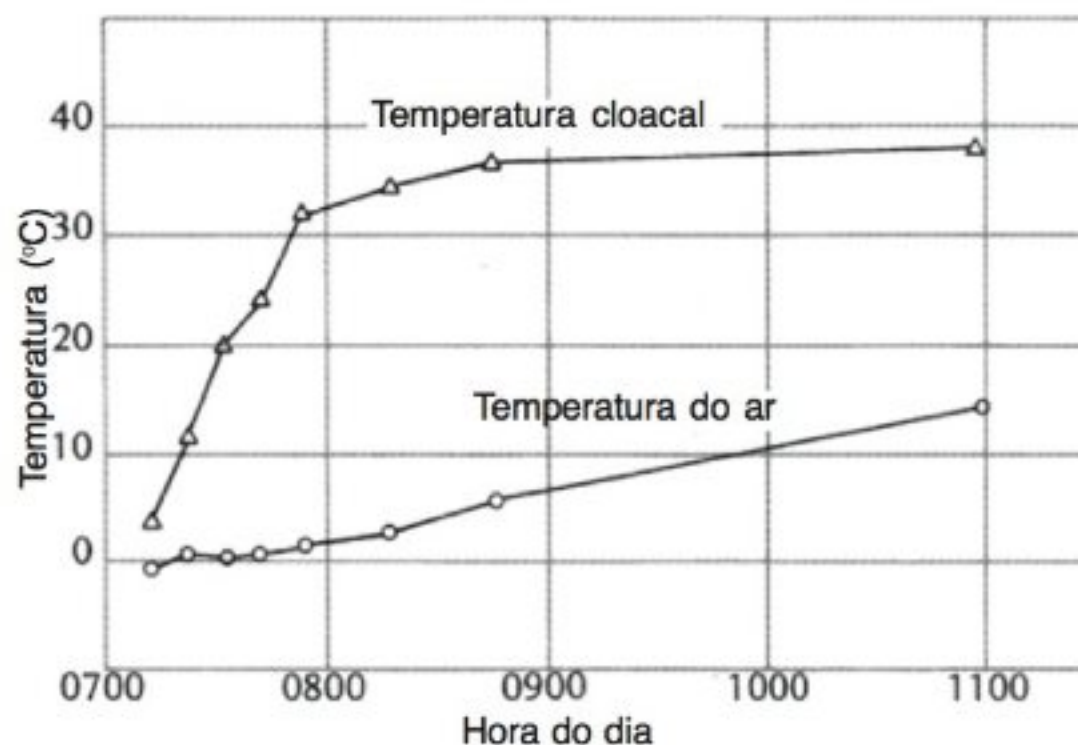


Fig. 7.33 O lagarto montanhês peruano, *Liolaemus*, aparece pela manhã, quando a temperatura do ar está ainda abaixo de zero e, ao se expor ao sol, rapidamente se aquece a uma temperatura corpórea que permite atividade total (Dados de Pearson, 1954).

elevou-se para $+1,5^{\circ}\text{C}$, mas a temperatura cloacal do lagarto tinha aumentado de $+2,5^{\circ}\text{C}$ para 33°C (Fig. 7.33). A temperatura corpórea do lagarto era 30°C mais elevada que a temperatura do ar, permitindo-lhe ficar ativo no ambiente próximo do congelamento.

Depois que o lagarto é aquecido, sua temperatura corpórea permanece mais ou menos constante, em torno de 35°C , enquanto a temperatura do ar lentamente continua a se elevar. Isso ocorre porque o lagarto reduz a quantidade de energia solar absorvida pela mudança de posição, de forma que mantém sua *temperatura corpórea preferencial*, também denominada de *temperatura ecrítica*.

É claro que é importante para o animal aquecer-se rapidamente e ficar completamente ativo o mais rápido possível. Entretanto, quando o animal se movimenta sob o sol, o retardo de um resfriamento inevitável seria uma vantagem. O lagarto pode fazer algo para aumentar a taxa de aquecimento e diminuir a de resfriamento? O aquecimento do centro do corpo pode ser acelerado pelo aumento da circulação à área aquecida da pele, mas como retardar o resfriamento?

Essa questão tem sido estudada em várias espécies de lagartos. É de particular importância para o iguana marinho de Galápagos, que se alimenta na água, onde a temperatura se encontra entre 22 a 27°C . Quando está

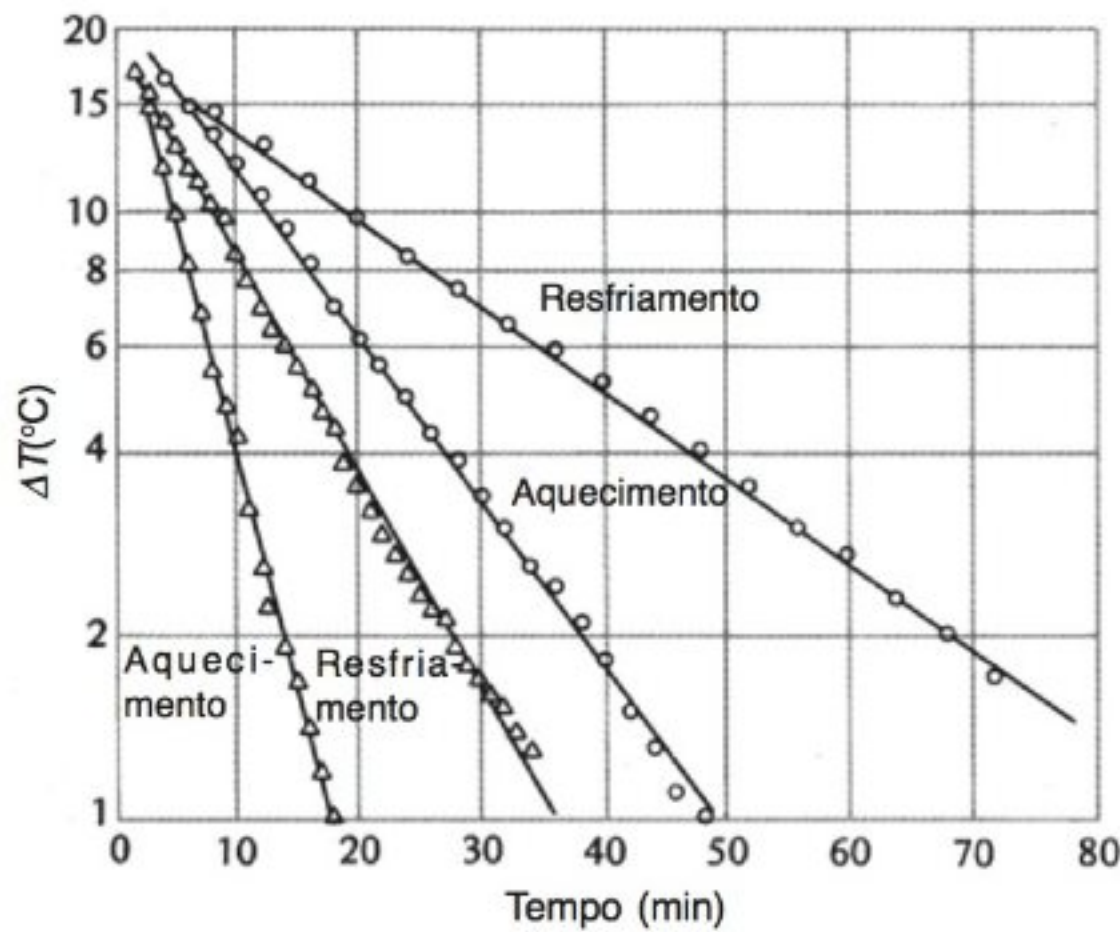


Fig. 7.34 Taxas de aquecimento e resfriamento do iguana marinho de Galápagos (peso corpóreo de 652 g) quando imerso em água (triângulos) ou no ar (círculos). A diferença inicial de temperatura entre o animal e o meio (ΔT) foi, em todos os casos, 20°C (Bartholomew e Lasiewski, 1965).

fora d'água, o animal fica sobre as pedras próximas à arrebentação, onde pode se aquecer ao sol. Quando entra na água para alimentar-se de algas marinhas, sua temperatura fica próxima à água, que é abaixo da temperatura crítica. Seria vantajoso para o iguana marinho reduzir sua taxa de resfriamento quando na água e, assim, estender o período durante o qual pode se alimentar ativamente e movimentar-se rápido o suficiente para escapar de predadores. Inversamente, após sair do mar, seria vantajoso aquecer-se o mais rápido possível.

A comparação das taxas de aquecimento e resfriamento para o iguana marinho revela que as taxas de aquecimento são cerca de duas vezes as de resfriamento, tanto no ar como na água (Fig. 7.34). Quando um animal frio é imerso em água, que está a 20°C acima da temperatura corpórea, o aquecimento é duas vezes mais rápido que o resfriamento, quando imerso em água 20°C abaixo da temperatura corpórea. No ar, ambas as taxas são inferiores, mas, novamente, o aquecimento é cerca de duas vezes mais rápido que o resfriamento, com o mesmo diferencial de temperatura.

As diferentes taxas de aquecimento e resfriamento podem ser melhor explicadas pelas alterações na circulação da pele. Durante o aquecimento, a frequência cardíaca é elevada e aumenta com a temperatura corpórea, mas, em um iguana que está sendo resfriado, a frequência cardíaca é reduzida à metade daquela à mesma temperatura corpórea.

Para que o fluxo sanguíneo seja efetivo no controle da troca de calor, ele deve ocorrer em uma região do corpo onde a resistência ao fluxo de calor seja relativamente alta e em um meio onde a resistência externa à troca de calor seja relativamente baixa. Isso significa que o controle da troca de calor deve ser particularmente eficaz na água (Turner, 1987).

A tartaruga de carapaça mole (*Trionyx spinifer*), quando mantida em água, apresentou respostas de frequência cardíaca muito distintas ao aquecimento e ao resfriamento (Fig. 7.35). Durante o aquecimento, a frequência cardíaca aumentou com a elevação da temperatura corpórea e, durante o resfriamento, a frequência cardíaca caiu rapidamente a valores muito baixos, reduzindo dessa maneira a circulação e retardando a perda de calor (Smith e col., 1981).

Muitos répteis aquecem-se habitualmente ao sol. Os cágados e as cobras e até mesmo os répteis mais aquáticos, os crocodilos, podem ser vistos com frequência aquecendo-se ao sol na beira d'água.

A produção interna de calor (isto é, a taxa metabólica) pode, também, ser usada para atingir uma temperatura corpórea elevada. Há relatos de que algumas cobras fêmeas mantêm uma temperatura corpórea elevada quando incubam seus ovos. Isso foi observado no Parque Zoológico de Nova Iorque, onde uma píton fêmea de 2,7 m de comprimento iniciou a incubação de um ninho com 23 ovos. Ela se enrolou ao redor dos ovos e as temperaturas foram medidas com termopares, colocados entre as espirais firmemente enroladas da cobra. À medida que a temperatura do ar foi reduzida, o animal aumentou sua taxa de consumo de oxigênio e manteve sua temperatura corpórea entre 4 e 5°C acima da do ar (Fig. 7.36).

O aumento no consumo de oxigênio da cobra choca pareceu ser causado pelas contrações vigorosas da musculatura do corpo, fazendo lembrar os tremores dos mamíferos. A 25,5°C, o consumo de oxigênio foi 9,3 vezes maior que durante o período de não incubação. Quando

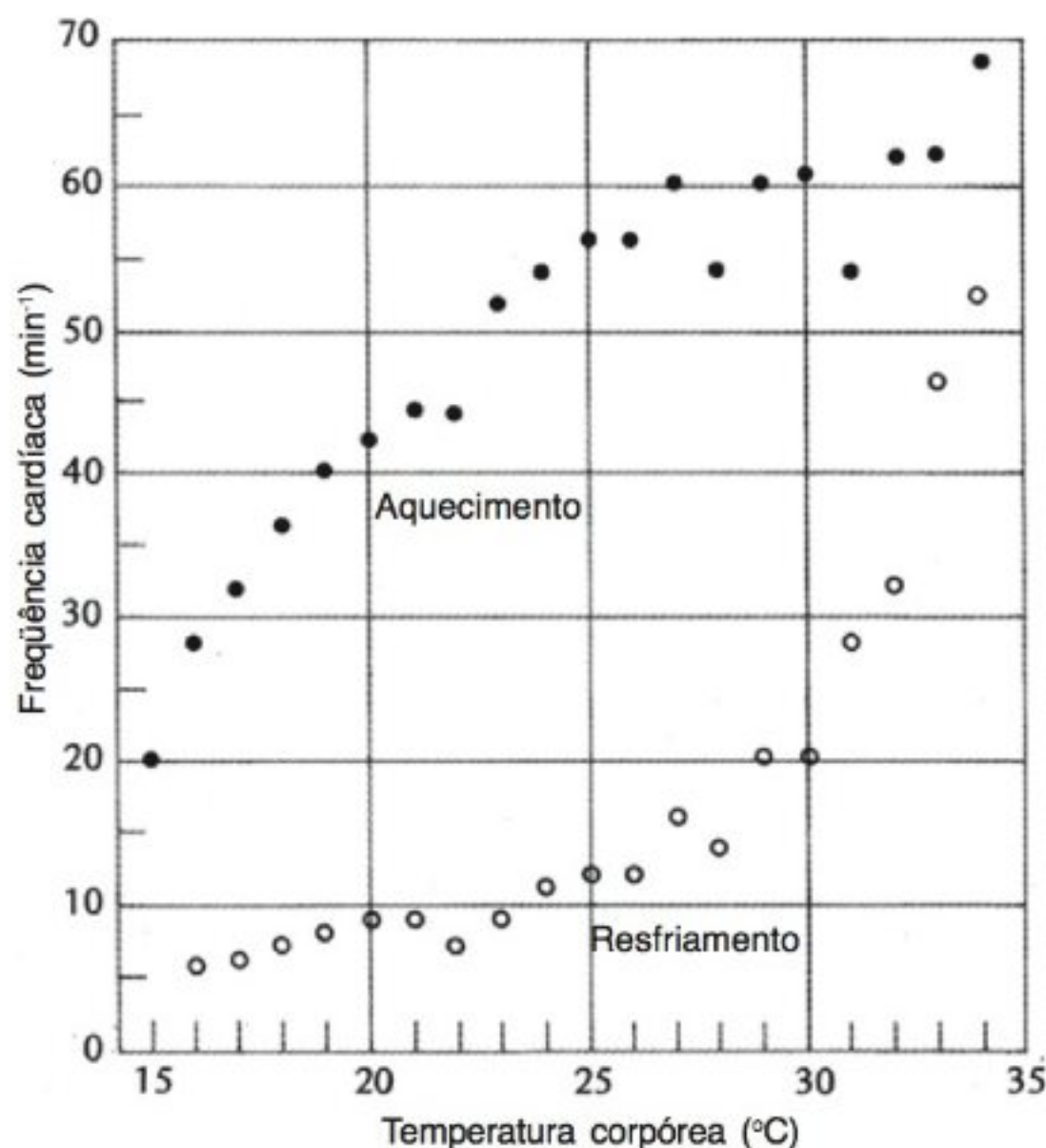


Fig. 7.35 Frequência cardíaca de uma tartaruga de carapaça mole, pesando 650 g. A frequência cardíaca, medida a qualquer dada temperatura, foi muito mais elevada durante o aquecimento que durante o resfriamento. O animal permaneceu na água durante ambas situações (Smith e col., 1981).

a temperatura foi diminuída até 21 °C, o animal pareceu incapaz de aumentar ainda mais sua taxa metabólica, pois sua temperatura diminuiu e houve uma redução no consumo de oxigênio. Após 30 dias de incubação, o animal havia reduzido seu peso de 14,3 kg para 10,3 kg, uma diminuição de aproximadamente 30%, supostamente atribuída ao consumo de combustível necessário para a manutenção do aquecimento (Hutchison e col., 1966).

Insetos voadores

A maioria dos insetos torna-se progressivamente lerda e é incapaz de voar a temperaturas baixas. Entretanto, alguns insetos conseguem aquecer seus músculos do voo e ficar ativos em ar muito frio. Os músculos do voo estão localizados no tórax e podem produzir grande quantidade de calor por meio de um processo semelhante aos tremores dos vertebrados. O aquecimento dos músculos do voo antes da decolagem ocorre principal-

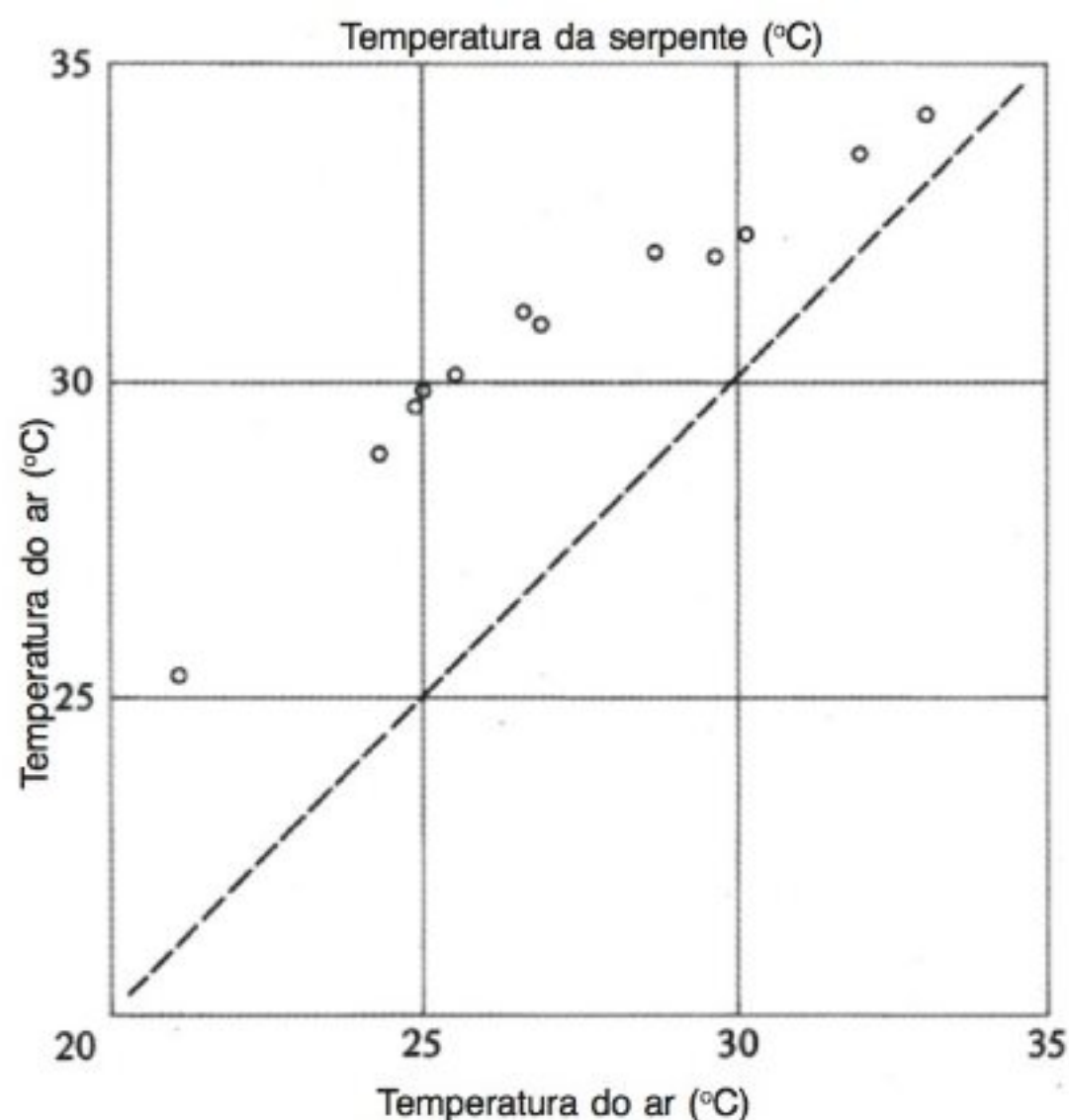


Fig. 7.36 Uma píton fêmea, enquanto incubava um ninho de ovos, mantém sua temperatura corpórea acima da do meio circundante, por meio de contrações musculares vigorosas, que fazem lembrar os tremores dos mamíferos. A reta diagonal indica igualdade entre a temperatura da serpente e a do ar (Vinegar e col., 1970).

mente em grandes insetos, como gafanhotos, grandes mariposas, borboletas, mamangavas e também em vespas e abelhas que são voadores fortes e rápidos.

Uma mamangava deve atingir uma temperatura torácica de pelo menos 29 a 30°C antes de ser capaz de voar (Heinrich, 1972). Se os músculos do voo estiverem a uma temperatura inferior, sua taxa de contração será muito lenta para sustentar o voo, que necessita de uma frequência de batimento de asas de 130 Hz.

A manutenção de temperatura torácica elevada permite que a mamangava vá à procura de néctar a temperaturas de até 5°C. Entretanto, a manutenção do aquecimento de modo contínuo não é praticável, a menos que a abelha possa encontrar alimento a uma taxa no mínimo igual à do consumo de combustível. Uma mamangava pesando 0,5 g pode ter um consumo de oxigênio de 50 ml de O₂ por hora (100 litros de O₂ kg⁻¹ h⁻¹), que corresponde ao uso de 60 mg de açúcar. Esse investimento de combustível pode valer a pena, pois à temperatura baixa, a competição pelos suprimentos alimentares disponíveis

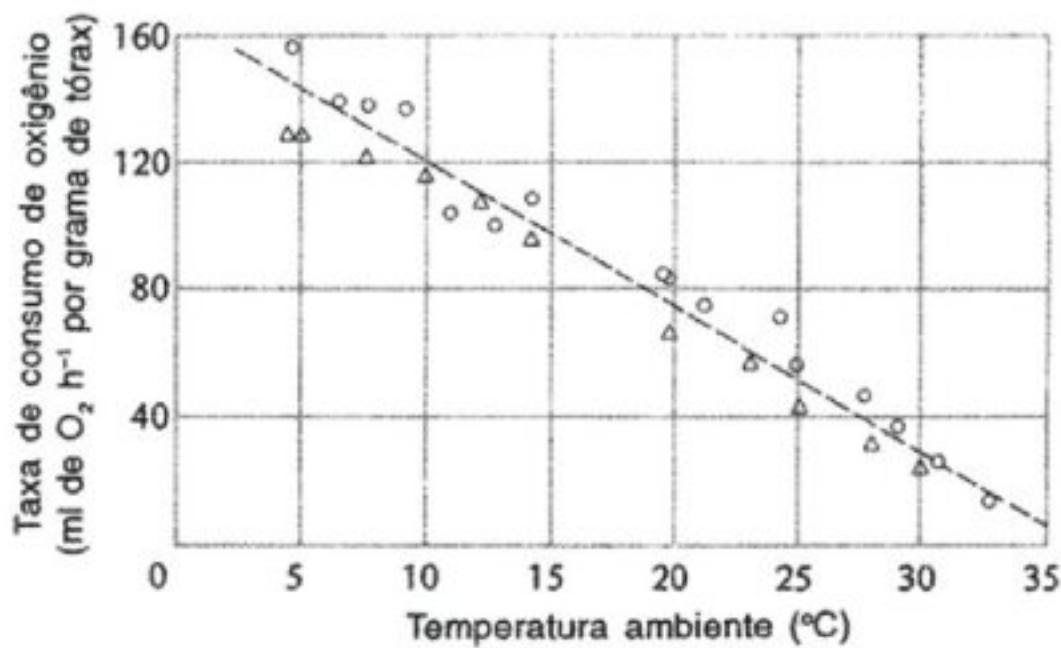


Fig. 7.37 Taxa de consumo de oxigênio de duas mamangavas rainhas (*Bombus vosnesenkii*) durante períodos de incubação ininterruptos. O peso do tórax, que contém os músculos que produzem essencialmente todo o calor, é de cerca de 0,2 g; o peso corpóreo total de uma rainha pode ser em torno de 0,5 g, mas varia com o conteúdo do estômago de mel (Heinrich, 1974).

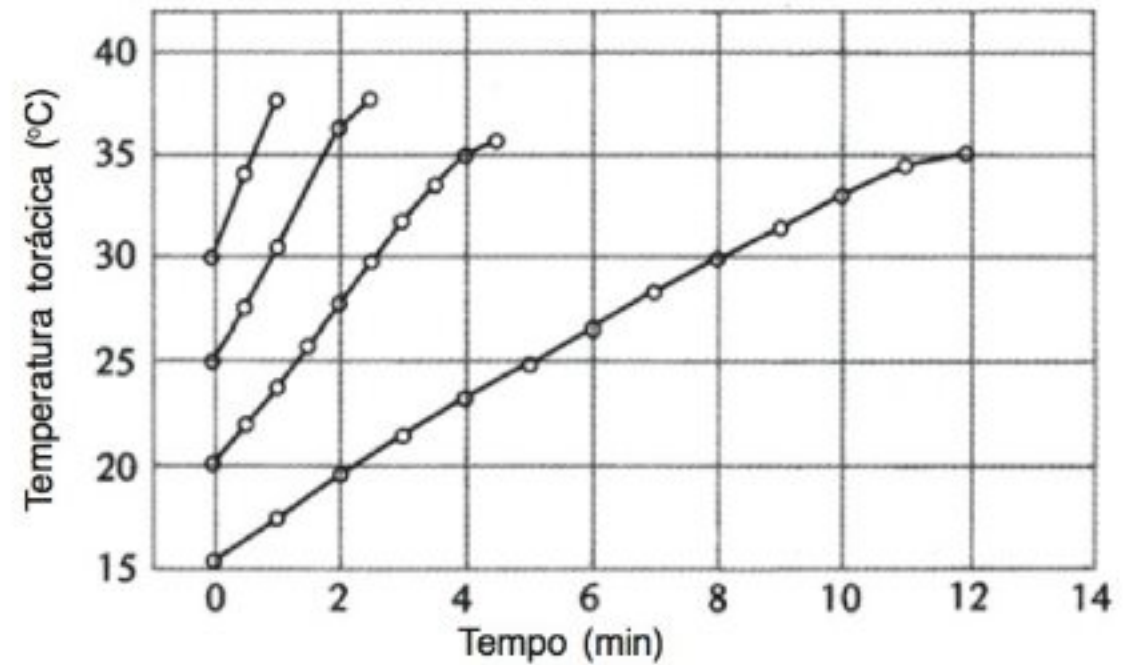


Fig. 7.38 O aumento na temperatura torácica da mariposa esfinge (*Manduca sexta*) ocorre mais rapidamente quando a temperatura inicial do animal é mais elevada (Heinrich e Bartholomew, 1971).

é reduzida, pois muitos outros insetos que se alimentam de néctar acham-se inativos.

A vantagem de um tamanho corpóreo pequeno, em relação aos mamíferos, não é apenas a possibilidade de um aquecimento mais rápido, mas também a de um resfriamento rápido. Portanto, a temperatura corpórea pode facilmente ser ajustada ao suprimento energético e o inseto pode optar por manter o aquecimento apenas quando o suprimento energético assegurar o gasto; em outras palavras, ele pode ser absolutamente oportunista ao ser de “sangue quente”.

A termorregulação em mamangavas estende-se à incubação de sua ninhada. Uma rainha, durante a incubação, mantém seu abdome em íntimo contato com os ovos e regula sua temperatura abdominal entre 31 e 36°C, o que ajuda a mantê-los em uma temperatura relativamente elevada. Mesmo a uma temperatura tão baixa quanto 5°C, os ovos podem ser mantidos pela rainha, durante a incubação, a uma temperatura aproximadamente 20°C mais elevada. O consumo de oxigênio da rainha nessas condições aumenta de modo linear em temperaturas mais baixas, de sorte que a sua curva metabólica (Fig. 7.37) seja semelhante àquela que vimos para os mamíferos (p. ex., Fig. 7.7).

Um outro inseto que foi cuidadosamente estudado com respeito à termorregulação é a mariposa esfinge,

Manduca sexta (cuja larva é o verme de chifre do tabaco). As mariposas esfinges são razoavelmente grandes e pesam entre 2 e 3 g, alimentam-se de néctar enquanto pairam na frente de uma flor, semelhante ao beija-flor. Por serem noturnas, geralmente voam a temperaturas bastante baixas e o voo seria impossível a menos que pudessem se aquecer a si próprias.

O voo adejado requer uma temperatura muscular de pelo menos 35°C; no entanto, as mariposas podem voar e alimentar-se mesmo quando a temperatura do ar chega a 10°C, e isso é possível pelo aquecimento do tórax antes do voo. Quanto menor a temperatura inicial, menor é a taxa de aquecimento (Fig. 7.38). Durante o aquecimento, o animal parece tremer à medida que as asas vibram levemente.

O calor é gerado pela contração dos músculos das asas e a razão pela qual as asas não batem é que os músculos para os movimentos ascendente e descendente contraem-se simultaneamente, ao invés de modo alternado, como no voo. Seria esperado que o aquecimento devesse progredir gradativamente mais rápido, pois mais calor pode ser produzido a temperaturas mais elevadas. Entretanto, à medida que o inseto fica mais aquecido, a taxa de perda de calor para o ar também aumenta e por essa razão as curvas de temperatura na figura 7.38 aparecem mais ou menos como linhas retas.

O tórax da mariposa é recoberto por escamas peludas e longas que ajudam a reter o calor nele gerado durante o aquecimento. Durante o voo livre, a mariposa esfinge mantém sua temperatura torácica em torno de 40 a 41°C, num amplo intervalo de temperaturas do ar. Mas, devido ao ritmo elevado da produção de calor nos músculos do voo, ela deve ser capaz de aumentar a taxa de perda de calor para impedir que a temperatura se eleve ainda mais, o que é obtido por meio do aumento da circulação do sangue entre o tórax e o abdome.

A perda de calor do abdome é facilitada por sua maior superfície e menor quantidade de isolamento na superfície. Se ocluirmos o grande vaso sangüíneo dorsal que sai do coração (localizado no abdome), de maneira que os músculos de voo não possam ser resfriados, a mariposa rapidamente superaquecerá e não conseguirá continuar a voar, mesmo a uma temperatura do ar de 23°C. É claro que a causa poderia ser que o suprimento sangüíneo para os músculos fosse necessário para o fornecimento de combustível. Entretanto, um experimento simples pode responder a essa objeção. Se as escamas forem removidas do tórax de uma mariposa com a circulação ocluída, a perda de calor será aumentada o suficiente para permitir ao animal voar novamente (Heinrich, 1970).

As mamangavas também dependem do resfriamento do abdome quando necessitam liberar o excesso de calor proveniente dos músculos do voo no tórax. A baixas temperaturas do ar, entretanto, o problema é de retenção de calor e isso é auxiliado por um sistema de troca por contracorrente (Fig. 7.39). O vaso sangüíneo principal do tórax sai do coração (no abdome) em direção a um ramo fino (pecíolo) que se conecta ao tórax. O sangue que retorna dos músculos do voo para o abdome circula pelo pecíolo, na direção contrária, em um espaço intimamente justaposto. Essa disposição forma um trocador de calor típico por contracorrente, que serve para a retenção de calor no tórax.

A temperaturas do ar mais elevadas, o calor precisa ser dissipado, ao invés de retido. O pecíolo fino não possui uma via alternativa para que o sangue que retorna se desvie do trocador; o sangue necessita circular pelo único trajeto disponível. A única maneira de bloquear a troca de calor é, portanto, por meio da separação temporal dos dois fluxos, de modo que o fluxo alterna-se entre sangue arterial e venoso.

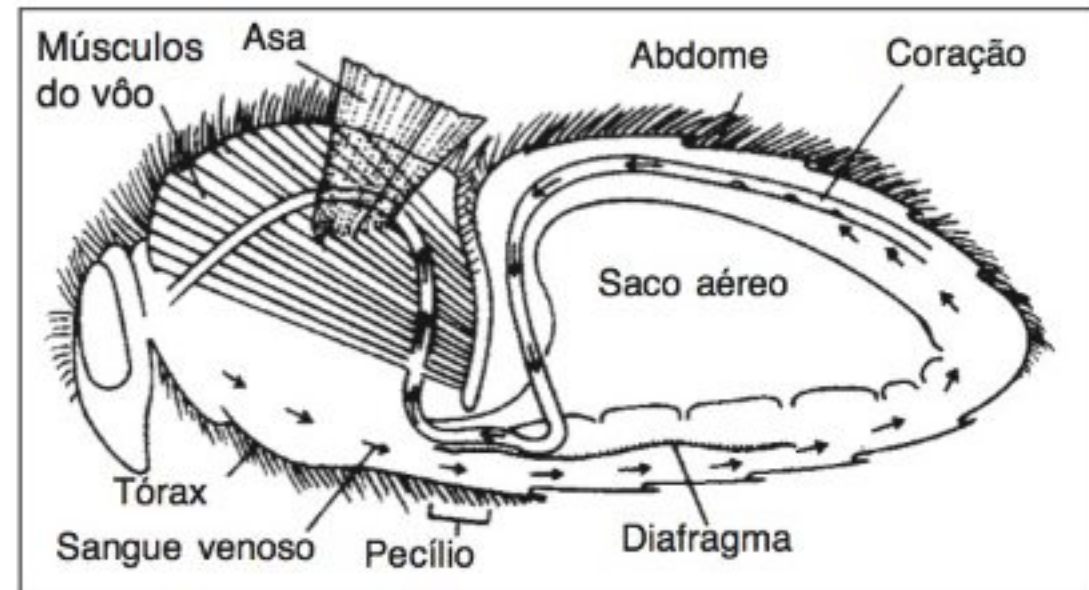


Fig. 7.39 Os músculos do voo das abelhas domésticas e mamangavas são supridos por sangue proveniente do coração, que está localizado no abdome. Um arranjo do tipo contracorrente no pecíolo serve para reter calor nos músculos do voo. Quando a temperatura do ar encontra-se elevada e a abelha necessita dissipar o excesso de calor, o sistema de contracorrente é interrompido pela alternância dos fluxos da artéria e dos canais de retorno venoso, evitando, assim, a troca por contracorrente (Heinrich, 1976).

Os movimentos respiratórios ajudam da seguinte maneira. Quando o abdome se distende durante a inspiração, o sangue venoso é puxado para o interior do abdome e, quando a abelha expira, o abdome é comprimido e o sangue arterial é empurrado para dentro do tórax. O aumento da pressão arterial faz com que a artéria no pecíolo se dilate, achatando e obstruindo o canal venoso enquanto o sangue arterial circula, bloqueando, assim, o trocador de calor (Heinrich, 1976).

As abelhas domésticas não somente regulam suas temperaturas individuais, mas também a de toda a colônia. No verão, a temperatura de uma colméia é mantida em torno de 35°C e oscila muito pouco, o que proporciona à colônia uma temperatura ideal para o desenvolvimento da ninhada. A reprodução rápida permite um aumento rápido da população durante a estação mais favorável e uma temperatura ótima para a ninhada é, conseqüentemente, do ponto de vista ecológico, altamente desejável.

Se a temperatura da colméia se elevar acima do nível regulado, as abelhas espalharão gotículas de água sobre os favos de mel e a evaporação será auxiliada pelas correntes de ar criadas pelo grande número de abelhas agitando suas asas. Abaixo de 30°C, as abelhas não consomem água com freqüência, mas a temperaturas mais elevadas o consumo de água aumenta imensamente, pois

a água é usada para resfriamento (Free e Spencer-Booth, 1958).

A temperaturas externas baixas, as abelhas se agrupam e mantêm a temperatura dentro do agrupamento em torno de 20 a 30°C. A temperatura no centro do agrupamento é a mais elevada e parece que as abelhas na periferia forçam passagem para o centro mais quente, expondo, desse modo, as outras à parte externa. A temperatura do centro do agrupamento é regulada entre 18 e 32°C, com as temperaturas do ar da parte externa chegando até -17°C. De fato, há uma tendência da temperatura do agrupamento ser mais elevada a temperaturas ambientais mais baixas. Para cada queda de 5°C na temperatura da parte externa, a temperatura do agrupamento se eleva em cerca de 1°C (Southwick e Mugaas, 1971). Dessa forma, um agrupamento comporta-se muito mais como um grande organismo isolado, que mantém uma temperatura elevada e bem regulada, em condições de temperaturas externas que levariam rapidamente à morte de abelhas isoladas.

A temperaturas do ar baixas, o consumo de oxigênio e a troca de calor nos agrupamentos modificam-se com o tamanho desses, de modo similar ao que foi discutido sobre o tamanho corpóreo de mamíferos. Em um estudo com agrupamentos de abelhas domésticas, entre 5 e 1.200 g, a taxa específica de consumo de oxigênio ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) variou com o tamanho do “corpo” (agrupamento) de acordo com a relação:

$$\dot{V}\text{O}_2 = 22,7 M_b^{-0,48}$$

Para os mamíferos, a taxa específica de consumo de oxigênio está relacionada ao tamanho corpóreo pelo expoente -0,27. Portanto, a vantagem para as abelhas de reunir-se em grandes agrupamentos no frio é realmente muito significativa; e, para agrupamentos muito pequenos, a demanda de combustível é muito grande para a sobrevivência durante o inverno (Southwick, 1985).

Foram discutidas as relações de temperatura dos animais e, neste capítulo, vimos a importância que a água pode ter na manutenção de condições apropriadas de temperatura. Essa importante substância será discutida mais pormenorizadamente, assim como o seu papel fisiológico.

REFERÊNCIAS

- Adolph, E. F. (1947) Tolerance to heat and dehydration in several species of mammals. *Am. J. Physiol.* 151:564–575.
- Andersen, H. T., Hammel, H. T., and Hardy, J. D. (1961) Modifications of the febrile response to pyrogen by hypothalamic heating and cooling in the unanesthetized dog. *Acta Physiol. Scand.* 53:247–254.
- Aschoff, J., Günther, B., and Kramer, K. (1971) *Energiehaushalt und Temperaturregulation*. Munich: Urban & Schwarzenberg. 196 pp.
- Aschoff, J., and Wever, R. (1959) Kern und Schale im Wärmehaushalt des Menschen. *Naturwissenschaften* 45:477–485.
- Aschoff, J., and Wever, R. (1959) Wärmeaustausch mit Hilfe des Kreislaufes. *Dtsch. Med. Wochenschr.* 84:1509–1517.
- Augee, M. L., and Ealey, E. H. M. (1968) Torpor in the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. *J. Mammal.* 49:446–454.
- Bartholomew, G. A., and Hudson, J. W. (1962) Hibernation, estivation, temperature regulation, evaporative water loss, and heart rate of the pigmy possum, *Cercoptes nanus*. *Physiol. Zool.* 35:94–107.
- Bartholomew, G. A., and Lasiewski, R. C. (1965) Heating and cooling rates, heart rate and simulated diving in the Galápagos marine iguana. *Comp. Biochem. Physiol.* 16:575–582.
- Bartholomew, G. A., Lasiewski, R. C., and Crawford, E. C., Jr. (1968) Patterns of panting and gular flutter in cormorants, pelicans, owls, and doves. *Condor* 70:31–34.
- Bligh, J., Ingram, D. L., Keynes, R. D., and Robinson, S. G. (1965) The deep body temperature of an unrestrained Welsh mountain sheep recorded by a radio-telemetric technique during a 12-month period. *J. Physiol.* 176:136–144.
- Block, B. A. (1986) Structure of the brain and eye heater tissue in marlins, sailfish, and spearfishes. *J. Morphol.* 190:169–189.
- Block, B. A. (1987) Billfish brain and eye heater: A new look at the nonshivering heat production. *News Physiol. Sci.* 2:208–213.
- Block, B. A., and Carey, F. G. (1985) Warm brain and eye temperatures in sharks. *J. Comp. Physiol. B.* 156:229–236.
- Bronstein, S. M. and Conner, W. E. (1984) Endotoxin-induced behavioral fever in Madagascar cockroach, *Gromphadorhina portentosa*. *J. Insect Physiol.* 30:327–330.
- Buettner-Janusch, J. (1966) *Origins of Man*. New York: Wiley. 674 pp.
- Cabanac, M. (1986) Keeping a cool head. *News Physiol. Sci.* 1:41–44.

- Calder, W. A. (1964) Gaseous metabolism and water relations of the zebra finch, *Taeniopygia castanotis*. *Physiol. Zool.* 37:400–413.
- Calder, W. A. (1994) When do hummingbirds use torpor in nature? *Physiol. Zool.* 67:1051–1076.
- Calder, W. A., and Schmidt-Nielsen, K. (1967) Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the roadrunner. *Am. J. Physiol.* 213:883–889.
- Carey, F. G., Teal, J. M. (1966) Heat conservation in tuna fish muscle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 56:1464–1469.
- Carey, C., Florant, G. L., Wunder, B. A., and Horwitz, B. (eds.) (1993) *Life in the Cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms*. Boulder, CO: Westview Press. 575 pp.
- Carey, F. G., Kanwisher, J. W., and Stevens, D. E. (1984) Bluefin tuna warm their viscera during digestion. *J. Exp. Biol.* 109:1–20.
- Carey, F. G., Teal, J. M., Kanwisher, J. W., and Lawson, K. D. (1971) Warm-bodied fish. *Am. Zool.* 11:137–145.
- Chappell, M. A., and Bartholomew, G. A. (1981) Activity and thermoregulation of the antelope ground squirrel *Ammospermophilus leucurus* in winter and summer. *Physiol. Zool.* 54:215–223.
- Council of the Royal Society (1975) *Quantities, Units, and Symbols*, 2d ed. London: The Royal Society. 55 pp.
- Crawford, E. C., Jr. (1962) Mechanical aspects of panting in dogs. *J. Appl. Physiol.* 17:249–251.
- Crawford, E. C., Jr. (1972) Brain and body temperatures in a panting lizard. *Science* 177:431–433.
- Crawford, E. C., Jr., and Kampe, G. (1971) Resonant panting in pigeons. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A:549–552.
- Dawson, T. J., and Hulbert, A. J. (1970) Standard metabolism, body temperature, and surface areas of Australian marsupials. *Am. J. Physiol.* 218:1233–1238.
- Dawson, T., and Schmidt-Nielsen, K. (1966) Effect of thermal conductance on water economy in the antelope jack rabbit, *Lepus alleni*. *J. Cell. Physiol.* 67:463–472.
- Dawson, W. R. (1954) Temperature regulation and water requirements of the brown and abert towhees, *Pipilo fuscus* and *Pipilo aberti*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 49:81–124.
- Farlow, J. O., Dodson, P., and Chinsamy, A. (1995) Dinosaur biology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26:445–471.
- Farner, D. S. (1956) The body temperatures of the North Island kiwis. *Emu* 56:199–206.
- Free, J. B., and Spencer-Booth, Y. (1958) Observations on the temperature regulation and food consumption of honeybees (*Apis mellifera*). *J. Exp. Biol.* 35:930–937.
- Hainsworth, F. R. (1967) Saliva spreading, activity, and body temperature regulation in the rat. *Am. J. Physiol.* 212:1288–1292.
- Hainsworth, F. R., and Wolf, L. L. (1970) Regulation of oxygen consumption and body temperature during torpor in a hummingbird, *Eulampis jugularis*. *Science* 168:368–369.
- Hales, J. R. S., and Findlay, J. D. (1968) Respiration of the ox: Normal values and the effects of exposure to hot environments. *Respir. Physiol.* 4:333–352.
- Hammel, H. T. (1955) Thermal properties of fur. *Am. J. Physiol.* 182:369–376.
- Hardy, J. D. (1949) Heat transfer. In *Physiology of Heat Regulation and the Science of Clothing* (L. H. Newburgh, ed.) pp. 78–108. Philadelphia: Saunders.
- Hart, J. S. (1951) Calorimetric determination of average body temperature of small mammals and its variation with environmental conditions. *Can. J. Zool.* 29:224–233.
- Hart, J. S. (1956) Seasonal changes in insulation of the fur. *Can. J. Zool.* 34:53–57.
- Hart, J. S., and Irving, L. (1959) The energies of harbor seals in air and in water, with special consideration of seasonal changes. *Can. J. Zool.* 37:447–457.
- Heinrich, B. (1970) Thoracic temperature stabilization by blood circulation in a free-flying moth. *Science* 168:480–482.
- Heinrich, B. (1972) Temperature regulation in the bumblebee *Bombus vagans*: A field study. *Science* 175:185–187.
- Heinrich, B. (1974) Thermoregulation in bumblebees. 1. Brood incubation by *Bombus vosnesenskij* queens. *J. Comp. Physiol.* 88:129–140.
- Heinrich, B. (1976) Heat exchange in relation to blood flow between thorax and abdomen in bumblebees. *J. Exp. Biol.* 64:561–585.
- Heinrich, B., and Bartholomew, G. A. (1971) An analysis of pre-flight warm-up in the sphinx moth, *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.* 55:223–239.
- Hensel, H., and Bock, K. D. (1955) Durchblutung und Wärmeleitfähigkeit des menschlichen Muskels. *Pflügers Arch.* 260:361–367.
- Herreid, C. F., II, and Schmidt-Nielsen, K. (1966) Oxygen consumption, temperature, and water loss in bats from different environments. *Am. J. Physiol.* 211:1108–1112.
- Himms-Hagen, J. (1985) Brown adipose tissue metabolism and thermogenesis. *Annu. Rev. Nutr.* 5:69–94.
- Hutchison, V. H., Dowling, H. G., and Vinegar, A. (1966) Thermoregulation in a brooding female Indian python, *Python molurus bivittatus*. *Science* 151:694–696.

- Irving, L. (1969) Temperature regulation in marine mammals. In *The Biology of Marine Mammals* (H. T. Andersen, ed.), pp. 147–174. New York: Academic Press.
- Irving, L., and Hart, J. S. (1957) The metabolism and insulation of seals as bare-skinned mammals in cold water. *Can. J. Zool.* 35:497–511.
- Irving, L., and Krog, J. (1954) Body temperatures of arctic and subarctic birds and mammals. *J. Appl. Physiol.* 6:667–680.
- Irving, L., and Krog, J. (1955) Temperature of skin in the arctic as a regulator of heat. *J. Appl. Physiol.* 7:355–364.
- Johansen, K. (1961) Distribution of blood in the arousing hibernator. *Acta Physiol. Scand.* 52:379–386.
- Johnston, D. W. (1971) The absence of brown adipose tissue in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A:1107–1108.
- Kilgore, D. L., Jr., and Schmidt-Nielsen, K. (1975) Heat loss from ducks' feet immersed in cold water. *Condor* 77:475–478.
- Kluger, M. J. (1977) Fever in the frog *Hyla cinerea*. *J. Thermal Biol.* 2:79–81.
- Kluger, M. J., Ringler, D. H., and Anver, M. R. (1975) Fever and survival. *Science* 188:166–168.
- LeMaho, Y., Delclitte, P., and Chatonnet, J. (1976) Thermoregulation in fasting emperor penguins under natural conditions. *Am. J. Physiol.* 231:913–922.
- Lyman, C. P. (1948) The oxygen consumption and temperature regulation of hibernating hamsters. *J. Exp. Zool.* 109:55–78.
- McNab, B. K. (1966) An analysis of the body temperatures of birds. *Condor* 68:47–55.
- Morrison, P. (1966) Insulative flexibility in the guanaco. *J. Mammal.* 47:18–23.
- Morrison, P. R., and Ryser, F. A. (1952) Weight and body temperature in mammals. *Science* 116:231–232.
- Øritsland, N. A. (1970) Temperature regulation of the polar bear (*Thalarctos maritimus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 37:225–233.
- Paladino, F. V., O'Connor, M. P., and Spotila, J. R. (1990) Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. *Nature* 6269:858–860.
- Pearson, O. P. (1954) Habits of the lizard *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in Southern Peru. *Copeia* 1954 (2): 111–116.
- Pinshow, B., Fedak, M. A., Battles, D. R., and Schmidt-Nielsen, K. (1976) Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. *Am. J. Physiol.* 231:903–912.
- Reinertsen, R. E., and Haftorn, S. (1986) Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *J. Comp. Physiol. B.* 156:655–663.
- Reynolds, W. W., Casterlin, M. E., and Covert, J. B. (1976) Behavioural fever in teleost fishes. *Nature* 259:41–42.
- Robinson, K. W., and Lee, D. H. K. (1946) Animal behaviour and heat regulation in hot atmospheres. *Univ. Queensland Papers, Dept. Physiol.* 1:1–8.
- Robinson, K. W., and Morrison, P. R. (1957) The reaction to hot atmospheres of various species of Australian marsupial and placental animals. *J. Cell. Comp. Physiol.* 49:455–478.
- Schmidt-Nielsen, K. (1963) Osmotic regulation in higher vertebrates. *Harvey Lect.* 58:53–93.
- Schmidt-Nielsen, K. (1964) *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*. New York: Oxford University Press. 277 pp. Reprinted 1979, Dover Publications, New York.
- Schmidt-Nielsen, K., Dawson, T. J., and Crawford, E. C., Jr. (1966) Temperature regulation in the echidna (*Tachyglossus aculeatus*). *J. Cell. Physiol.* 67:63–72.
- Schmidt-Nielsen, K., Schmidt-Nielsen, B., Jarnum, S. A., and Houpt, T. R. (1957) Body temperature of the camel and its relation to water economy. *Am. J. Physiol.* 188:103–112.
- Scholander, P. F. (1955) Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9:15–26.
- Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V., Johnson, F., and Irving, L. (1950a) Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* 99:237–258.
- Scholander, P. F., and Krog, J. (1957) Countercurrent heat exchange and vascular bundles in sloths. *J. Appl. Physiol.* 10:405–411.
- Scholander, P. F., and Schevill, W. E. (1955) Countercurrent vascular heat exchange in the fins of whales. *J. Appl. Physiol.* 8:279–282.
- Scholander, P. F., Walters, V., Hock, R., and Irving, L. (1950b) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* 99:225–236.
- Shkolnik, A., and Schmidt-Nielsen, K. (1976) Temperature regulation in hedgehogs from temperate and desert environments. *Physiol. Zool.* 49:56–64.
- Smith, E. N., Robertson, S. L., and Adams, S. R. (1981) Thermoregulation of the spiny soft-shelled turtle *Trionyx spinifer*. *Physiol. Zool.* 54:74–80.
- Southwick, E. E. (1985) Allometric relations, metabolism and heat conductance in clusters of honeybees at cool temperatures. *J. Comp. Physiol. B.* 156:143–149.

- Southwick, E. E., and Mugaas, J. N. (1971) A hypothetical homeotherm: The honeybee hive. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A:935–944.
- Suckling, J. A., Suckling, E. E., and Walker, A. (1969) Suggested function of the vascular bundles in the limbs of *Perodicticus potto*. *Nature, Lond.* 221:379–380.
- Taylor, C. R. (1972) The desert gazelle: A paradox resolved. In *Comparative Physiology of Desert Animals* (G. M. O. Maloiy, ed.), Symposium, Zoological Society of London, no. 31, pp. 215–227. London: Academic Press.
- Taylor, C. R., and Lyman, C. P. (1972) Heat storage in running antelopes: Independence of brain and body temperatures. *Am. J. Physiol.* 222:114–117.
- Tøien, O., Aulie, A., and Steen, J. B. (1986) Thermoregulatory responses to egg cooling in incubating bantam hens. *J. Comp. Physiol. B* 156:303–307.
- Tucker, V. A. (1965a) Oxygen consumption, thermal conductance, and torpor in the California pocket mouse *Perognathus californicus*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 65:393–403.
- Tucker, V. A. (1965b) The relation between the torpor cycle and heat exchange in the California pocket mouse *Perognathus californicus*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 65:405–414.
- Tucker, V. A. (1966) Diurnal torpor and its relation to food consumption and weight changes in the California pocket mouse *Perognathus californicus*. *Ecology* 47:245–252.
- Turner, J. S. (1987) The cardiovascular control of heat exchange: Consequences of body size. *Amer. Zool.* 27:69–79.
- Vinegar, A., Hutchison, V. H., and Dowling, H. G. (1970) Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus *Python* (Reptilia, Boidae). *Zoologica* 55:19–50.
- Weast, R. C. (1969) *Handbook of Chemistry and Physics*, 50th ed. Cleveland: Chemical Rubber.
- Bech, C., and Reinertsen, R. E. (eds.) (1989) *Physiology of Cold Adaptation in Birds*. Plenum Press: New York. 394 pp.
- Bernstein, M. H. (1982) Temperature regulation in exercising birds. In *A Companion to Animal Physiology* (C. R. Taylor, K. Johansen, and L. Bolis, eds.), pp. 189–197. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bligh, J. (1973) *Temperature Regulation in Mammals and Other Vertebrates*. Amsterdam: North-Holland. 436 pp.
- Blix, A. S., and Steen, J. B. (1979) Temperature regulation in newborn polar homeotherms. *Physiol. Rev.* 59:285–304.
- Block, B. A. (1994) Thermogenesis in muscle. *Ann. Rev. Physiol.* 56:535–577.
- Carey, C., Florant, G. L., Wunder, B. A., and Horwitz, B. (eds.) (1993) *Life in the Cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms*. Boulder, CO: Westview Press. 575 pp.
- Crawshaw, L. I. (1980) Temperature regulation in vertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 42:473–491.
- Davenport, J. (1992) *Animal Life at Low Temperatures*. London: Chapman & Hall. 246 pp.
- Dewar, H., Graham, J. B., and Brill, R. W. (1994) Studies of tropical tuna swimming performance in a large water tunnel. II. Thermoregulation. *J. Exp. Biol.* 192:33–44.
- Folk, G. E., Jr. (1980) Protein and fat metabolism during mammalian hypophagia and hibernation. *Fed. Proc.* 39:2953–2979.
- Gates, D. M. and Schmerl, R. B. (eds.) (1975) *Perspectives of Biophysical Ecology*. New York: Springer-Verlag. 609 pp.
- Hardy, J. D., Gagge, A. P., and Stolwijk, J. A. J. (eds.) (1970) *Physiological and Behavioral Temperature Regulation*. Springfield, Ill.: Thomas. 944 pp.
- Heinrich, B. (1974) Thermoregulation in endothermic insects. *Science* 185:747–756.
- Heinrich, B. (1979) *Bumblebee Economics*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 245 pp.
- Heinrich, B. (ed.) (1981) *Insect Thermoregulation*. New York: Wiley. 328 pp.
- Heinrich, B., and Esch, H. (1994) Thermoregulation in bees. *Am. Scient.* 82:164–170.
- Heller, H. C., and Glotzbach, S. F. (1977) Thermoregulation during sleep and hibernation. *Int. Rev. Physiol.* 15:147–188.
- Himms-Hagen, J. (1985) Brown adipose tissue metabolism and thermogenesis. *Annu. Rev. Nutr.* 5:69–94.
- Kluger, M. J. (1979) *Fever: Its Biology, Evolution, and Function*. Princeton: Princeton University Press. 195 pp.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- American Society of Zoologists, Symposium (1987) Cardiovascular adaptation in reptiles. *Am. Zool.* 27:3–131.
- Aschoff, J. (1982) The circadian rhythm of body temperature as a function of body size. In *A Companion to Animal Physiology* (C. R. Taylor, K. Johansen, and L. Bolis, eds.), pp. 173–188. Cambridge: Cambridge University Press.
- Baker, M. A. (1982) Brain cooling in endotherms in heat and exercise. *Annu. Rev. Physiol.* 44:85–96.

- Laws, R. M., and Franks, F. (eds.) (1990) Life at Low Temperatures. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B* 326:515–692.
- Lyman, C. P., Willis, J. S., Malan, A., and Wang, L. C. H. (1982) *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*. New York: Academic Press. 328 pp.
- Maloiy, G. M. O. (ed.) (1972) *Comparative Physiology of Desert Animals*. Symposium, Zoological Society of London, no. 31. London: Academic Press. 413 pp.
- Monteith, J. L. (1973) *Principles of Environmental Physics*. London: Edward Arnold. 241 pp.
- Nedergaard, J., and Cannon, B. (1990) Mammalian hibernation. *Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B* 326:669–686.
- Newburgh, L. H. (ed.) (1968) *Physiology of Heat Regulation and the Science of Clothing*. New York: Hafner. 457 pp. Reprinted.
- Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H., and Larcher, W. (1973) *Temperature and Life*. New York: Springer-Verlag. 779 pp.
- Prosser, C. L., and Nelson, D. O. (1981) The role of nervous systems in temperature adaptation of poikilotherms. *Annu. Rev. Physiol.* 43:281–300.
- Ruben, J. (1995) The evolution of endothermy in mammals and birds: from physiology to fossils. *Ann. Rev. Physiol.* 57:69–95.
- Schmidt-Nielsen, K. (1964) *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*. New York: Oxford University Press. 277 pp. Reprinted by Dover Publications, New York 1979.
- Stevens, E. D., and Dizon, A. E. (1982) Energetics of locomotion in warm-bodied fish. *Annu. Rev. Physiol.* 44:121–131.
- Thomas, R. D. K., and Olson, E. C. (eds.) (1980) *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. Boulder: Westview Press. 514 pp.
- Whittow, G. C. (ed.) (1970, 1971, 1973) *Comparative Physiology of Thermoregulation*: vol. 1, *Invertebrates and Nonmammalian Vertebrates* (1970), 333 pp.; vol. 2, *Mammals* (1971), 410 pp.; vol. 3, *Special Aspects of Thermoregulation* (1973), 278 pp. New York: Academic Press.

PARTE QUATRO

ÁGUA

A grosso modo, os seres vivos podem ser descritos como uma solução aquosa envolta por uma membrana, a superfície do corpo. O *volume do organismo* e a *concentração dos solutos* devem ser mantidos dentro de limites bastantes estreitos. A razão é que o funcionamento ótimo de um animal requer uma composição relativamente constante e bem definida de seus fluidos corpóreos e desvios substanciais são geralmente incompatíveis com a vida.

O problema é que as concentrações adequadas dos fluidos corpóreos do animal invariavelmente diferem daquelas do meio ambiente. Os animais precisam manter concentrações apropriadas, porém as diferenças de concentração tendem a diminuir, alterando o estado de equilíbrio das condições internas. Os animais podem minimizar as dificuldades pela *redução (1) da permeabilidade* e *(2) dos gradientes de concentração* entre os flui-

dos corpóreos e o meio, sendo que ambas estratégias podem ser utilizadas.

Mesmo uma permeabilidade muito reduzida não resolve todos os problemas, pois sempre haverá algum grau de perda por difusão. Logo, as condições internas de equilíbrio podem apenas ser mantidas se o organismo gerar um fluxo contrário que seja exatamente igual à perda por difusão; tal contrafluxo necessita de energia.

Os problemas para a manutenção de concentrações constantes de água e soluto variam com o meio e são completamente diferentes na *água do mar*, na *água doce* e no *ambiente terrestre*. Portanto, é conveniente considerar esses meios separadamente. Serão analisados os principais problemas fisiológicos em cada um e discutidos como os diferentes animais resolveram os seus problemas. Inicialmente, serão abordados os animais aquáticos e, subseqüentemente, os terrestres.

O AMBIENTE AQUÁTICO

Antes de discutirmos os problemas fisiológicos específicos de um meio, convém estarmos familiarizados com as suas características físico-químicas mais importantes.

Mais de dois terços (71%) da superfície terrestre é recoberta por água, sendo a maior parte oceano; o total de água doce em lagos e rios perfaz menos de 1% da área e 0,01% do volume da água do mar (Sverdrup e col. 1942; Hutchinson 1967). No ambiente terrestre, há vida em uma estreita camada, um pouco abaixo e acima da superfície; na água, os organismos não vivem apenas no fundo do mar, mas se distribuem por toda a massa de água até as profundidades mais extremas dos oceanos, que podem passar dos 10.000 m.

Toda água contém substâncias dissolvidas – sais, gases, pequena quantidade de compostos orgânicos e vários poluentes. Além da temperatura da água, esses são os fatores de maior importância fisiológica. Neste capítulo, serão considerados principalmente os sais dissolvidos; a função dos gases foi discutida no capítulo 1 e os efeitos da temperatura, nos capítulos 6 e 7. É fornecido no Apêndice E um breve resumo das propriedades das soluções, pressão osmótica e tópicos relacionados.

A água do mar contém cerca de 3,5% de sal (isto é, 1 litro de água do mar contém 35 g de sal).^{*} Os principais íons são sódio e cloreto, com magnésio, enxofre e cálcio presentes em quantidades substanciais (Tab. 8.1). A concentração total de sal varia um pouco com a localização geográfica. O mar Mediterrâneo, por exemplo, apresenta um conteúdo de sal de aproximadamente 4% devido à grande evaporação que não é contrabalançada por uma igual afluência de água doce, proveniente dos rios. Em outras áreas, particularmente em regiões litorâneas, o conteúdo de sal é relativamente mais abaixo que em mar aberto; porém, a quantidade relativa de íons dissolvidos permanece quase constante, nas proporções fornecidas na tabela 8.1.

^{*} Não é factível a determinação da quantidade exata de sais dissolvidos por meio da evaporação de água e pesagem do resíduo, pois as condições de secagem afetam a quantidade de água, que inclui água de cristalização, assim como o peso dos sais de bicarbonato e carbonato.

Tabela 8.1 Composição da água do mar. Além dos íons relacionados, a água do mar contém virtualmente pequenas quantidades de todos os elementos encontrados na terra (Potts e Parry, 1964).

Íon	Quantidade por litro de água do mar		Quantidade por kg de água ^a	
	mmol	g	mmol	g
Sódio	470,2	10,813	475,4	10,933
Magnésio	53,57	1,303	54,17	1,317
Cálcio	10,23	0,410	10,34	0,414
Potássio	9,96	0,389	10,07	0,394
Cloreto	548,30	19,440	554,40	19,658
Sulfato	28,25	2,713	28,56	2,744
Bicarbonato	2,34	0,143	2,37	0,145

^a Em Termodinâmica, as concentrações são calculadas por quilograma de água o que equivale à molalidade da solução. No Apêndice E, há uma breve sinopse da física de soluções.

A água doce, ao contrário da água do mar, apresenta um conteúdo de solutos altamente variável. Uma quantidade insignificante de sal está presente na água da chuva, porém, sua composição é muito modificada à medida que corre e penetra na superfície da terra. O sal na água da chuva é derivado do mar, pois gotículas de água do mar evaporam e as partículas de sal são transportadas pelas correntes de ar, com frequência, para bem distante no interior dos continentes, sendo depositadas pela chuva.

Se a água corre sobre uma rocha dura e insolúvel, como o granito, ocorre a dissolução de pouco material adicional e, portanto, essa água é denominada *mole*; por outro lado, se ela se infiltra no calcário poroso, pode dissolver relativamente grandes quantidades de sais de cálcio e é denominada *água dura*.

O conteúdo total de sais na água doce pode variar de menos de 0,1 a mais de 10 mmol por litro, e os valores relativos dos diferentes íons podem apresentar uma grande variação. Tal condição tem significado fisiológico, especialmente se o magnésio e o sulfato forem os principais íons. A composição dos vários tipos de águas mole e dura é apresentada na tabela 8.2.

Chuva ácida

A chuva natural é ligeiramente ácida, pois o dióxido de carbono do ar atmosférico dissolve na água da chuva, que então pode atingir um pH em torno de

Tabela 8.2 Composição típica das águas mole, dura e salina continental, fornecida em milimóis por quilograma de água e relacionada na mesma ordem que na tabela 8.1. [Recalculada de Livingstone, 1963 (a, b, c e d) e de Steinhorn e col., 1979 (e).]

Íon	Água lacustre mole ^a	Água fluvial ^b	Água fluvial dura ^c	Água salina ^d	Mar Morto ^e
Sódio	0,17	0,39	6,13	640	1955
Magnésio	0,15	0,21	0,66	6	2028
Cálcio	0,22	0,52	5,01	32	481
Potássio	—	0,04	0,11	16	219
Cloreto	0,03	0,23	13,44	630	7112
Sulfato	0,09	0,21	1,40	54	5,3
Bicarbonato	0,43	1,11	1,39	3	3,7

^aLago Nipissing, Ontário.

^bComposição média dos rios da América do Norte.

^cRio Tuscarawas, Ohio.

^dBad Water, Vale da Morte, Califórnia.

^eMar Morto, Israel. Esta água também contém 74 mmol por kg de H₂O de brometo.

5,6. Entretanto, grande parte da chuva que cai sobre o nordeste dos Estados Unidos apresenta um pH de até 4. Tem sido sugerido que essa ocorrência se dá porque o dióxido de enxofre e os óxidos nitrosos da combustão de combustíveis fósseis formam ácidos fortes que reduzem o pH da precipitação (Galloway e col., 1976).

A alta acidez da chuva não ocorre somente nos Estados Unidos; vastas regiões da Escandinávia, que estão localizadas a favor do vento recebem chuvas ácidas, provenientes de densas áreas industriais da Europa Central, que causam problemas observáveis na vida animal e em algumas regiões provocam graves consequências na população de peixes. Esses efeitos foram particularmente bem documentados na Noruega, onde o rendimento da pesca do salmão diminuiu vertiginosamente em regiões meridionais do país, apesar de não ter ocorrido redução correspondente em áreas mais distantes. Simultaneamente, muitos lagos no sul da Noruega perderam completamente suas populações de truta marrom e está aumentando rapidamente o número de lagos improdutivos (Overrein e col., 1980).

Por que a Noruega é particularmente propensa à ação deletéria da chuva ácida, ao passo que áreas mais próximas às indústrias não registram efeitos similares? A explicação é que grande parte do sul norueguês está assentada em um alicerce rochoso granítico, que é extremamente resistente à erosão pela ação atmosférica,

resultando em águas extremamente moles em rios e lagos, com a ausência quase total de conteúdo mineral para tamponar os ácidos.

Problemas semelhantes estão sendo foco de preocupação crescente no nordeste dos Estados Unidos e regiões contíguas do Canadá. Essas áreas estão localizadas a favor do vento, proveniente das regiões mais intensamente industrializadas dos Estados Unidos, nas quais grande quantidade de dióxido de enxofre e óxidos nitrosos é liberada na atmosfera. Em 1980, aproximadamente 33 milhões de toneladas métricas de dióxido de enxofre e 21 milhões de toneladas métricas de óxidos de nitrogênio foram produzidos nos Estados Unidos e Canadá, e cerca de metade disso foi produzida nos estados da região da Nova Inglaterra, localizados na direção em que sopra o vento. As regiões mais intensamente afetadas são aquelas caracterizadas por solos e rochas graníticos. Além do efeito dos ácidos, há também um aumento da precipitação atmosférica de resíduos de metais tóxicos como chumbo, zinco, manganês, arsênico, vanádio, antimônio, selênio e cromo (Bormann, 1982).

O grau de acidez que pode ser tolerado por um determinado peixe não está unicamente relacionado ao pH, sendo extremamente importante a quantidade de sal dissolvido. O efeito do ácido, provavelmente, causa uma inibição da tomada ativa de sódio, que ocorre

quando a acidez da água é alta (Maetz e col., 1976). Tal fato está de acordo com a observação de que os peixes desaparecem primeiro de lagos nos quais a quantidade de sal dissolvido é extremamente pequena e nos quais a mortandade de peixes é particularmente grave na primavera, com o derretimento da neve, despejando, de forma abrupta, ácido em águas praticamente não-tamponadas (Leivestad e Muniz, 1976).

Águas salinas

Algumas águas continentais apresentam um conteúdo de sal muito alto. O Great Salt Lake, em Utah, é saturado com cloreto de sódio, que cristaliza na margem; o Mar Morto, em Israel, é similarmente saturado, porém, os íons predominantes são magnésio e cloro, com a formação de cristais de sulfato de cálcio.

No Great Salt Lake, peixes não conseguem sobreviver, mas alguns animais conseguem se desenvolver, como por exemplo, o camarão de água salgada (*Artemia*). A solução salina saturada do Mar Morto tem uma composição diferente, não possibilitando a vida de animais e plantas superiores, sendo que apenas microrganismos conseguem sobreviver. Alguns mananciais apresentam um elevado conteúdo salino, mas esses habitats, embora interessantes, são de menor importância quando comparados aos volumes de água doce e salgada de maiores proporções.

Água salobra ocorre em regiões litorâneas, onde a água do mar está misturada com a água doce. Na foz de um grande rio, a água doce dilui a água do oceano por uma distância considerável, e se as correntes forem extensas, o estuário na foz poderá estender-se rio acima. Nessa área, a salinidade varia rapidamente com as correntes, geralmente de água quase doce à quase água do mar não-diluída. Em uma área delimitada mais extensa, como o Mar Báltico, a situação é diferente, pois a salinidade na costa oeste da Suécia é algo como 3% e de forma gradual diminui a menos de 0,5%, na porção mais setentrional. Nessa grande área, há um gradiente geográfico relativamente estável em relação à salinidade, com uma quase imperceptível variação de água salobra para doce.

É difícil dizer exatamente a partir de que ponto a água do mar torna-se salobra e em que ponto uma água salobra muito diluída, para propósitos práticos, é doce. Como uma definição comumente aceita, pode-se dizer

que a água salobra corresponde a uma salinidade entre 3,0 e 0,05%.

A água salobra é extremamente importante do ponto de vista fisiológico, pois representa uma barreira para a distribuição de muitos animais marinhos, assim como para animais de água doce, e também constitui uma transição interessante entre habitats marinhos e de água doce. Em dimensões geográficas, entretanto, a água salobra cobre menos de 1% da superfície terrestre.

Definições

A maioria dos *invertebrados marinhos* possui fluidos corpóreos com a mesma pressão osmótica que a água do mar; são *iso-osmóticos* ou *isosmóticos* em relação ao meio no qual vivem (do grego, *iso* = igual).

Quando ocorre uma alteração na concentração do meio, um animal pode reagir de duas maneiras. A primeira é alterar a concentração osmótica dos fluidos corpóreos para adaptar-se ao meio, permanecendo, dessa forma, isosmótico em relação ao meio – tal animal é considerado um *osmoconformador*. A outra maneira, é manter ou regular sua concentração osmótica apesar das alterações na concentração externa – tal animal é denominado *osmorregulador*. Por exemplo, um caranguejo marinho que mantém uma alta concentração salina em seus fluidos corpóreos, após ser transferido para águas salobras diluídas, é um osmorregulador típico.

Os animais de *água doce* possuem fluidos corpóreos que são osmoticamente mais concentrados que o meio; esses animais são *hiperosmóticos*. Se um animal apresenta uma concentração osmótica inferior ao meio, como o peixe teleósteo marinho, é considerado *hipo-osmótico* ou *hiposmótico*.

As concentrações individuais dos vários solutos nos fluidos corpóreos de um animal normalmente diferem de forma substancial das concentrações do meio, ainda que o animal seja isosmótico em relação ao meio. As diferenças são geralmente reguladas cuidadosamente, um tópico tratado sob o termo *regulação iônica*. Parece ocorrer um certo grau de regulação iônica em todos os seres vivos, tanto nos osmorreguladores quanto nos osmoconformadores.

Alguns animais aquáticos conseguem tolerar grandes variações na concentração salina da água na qual vivem; são denominados animais *eurialinos* (do grego, *eurys* = amplo, extenso; *halos* = sal). Outros animais

apresentam uma tolerância limitada às variações na concentração do meio; são denominados estenoalinos (do grego, *stenos* = próximo, perto).

Um animal marinho que consegue sobreviver em água salobra é eurialino. Um animal extremamente eurialino pode ser capaz de tolerar períodos mais curtos ou mais prolongados em água doce. O termo eurialino é usado também para animais de água doce que conseguem suportar aumentos consideráveis no conteúdo salino da água. Um organismo estenoalino, marinho ou de água doce, consegue suportar somente uma pequena variação na concentração salina da água onde vive.

Não há uma separação nítida entre animais eurialinos e estenoalinos e não existe uma definição comumente aceita que classifica um animal como pertencente a um grupo ou a outro.

Unidades

A concentração de uma substância dissolvida é, em geral, expressa em unidades de molaridade: moles por litro de solução. Em um contexto biológico, é frequentemente conveniente utilizar a unidade milimol (mmol). Por exemplo, uma solução de 0,5 mol por litro é igual a 500 mmol por litro.

A concentração osmótica de uma solução pode ser expressa como a *osmolaridade* (osmóis por litro), que depende do número de partículas dissolvidas, podendo ser estabelecida sem o conhecimento de quais solutos específicos estão presentes. A osmolaridade de uma solução de uma substância não eletrolítica (p. ex., sacarina ou uréia) equivale à concentração molar.

Uma solução eletrolítica (p. ex., cloreto de sódio, que em solução dissocia-se em Na^+ e Cl^-) possui uma concentração osmótica maior que a expressa por sua molaridade; entretanto, não exibe exatamente duas vezes a concentração osmótica, porque o sal não está completamente dissociado (ver Apêndice E). O grau de dissociação depende da concentração de cloreto de sódio e de interações com outros íons. Todavia, a concentração osmótica total pode ser prontamente determinada. Em biologia, isso é mais comumente feito pela medida da depressão do ponto de congelamento ou da pressão de vapor de uma solução. É a concentração osmótica, e não uma lista detalhada de todos os solutos, que é importante na maior parte das considerações a respeito da regulação osmótica nos animais.

A água do mar comum, que contém em torno de 470 mmol de sódio e cerca de 550 mmol de cloreto por litro, mais uma quantidade substancial de íons divalentes (magnésio e sulfato), apresenta uma concentração osmótica de aproximadamente 1.000 miliosmóis (mOsm) por litro.

O termo *isotônico* tem um significado bastante diferente do isosmótico. Diz-se que uma célula viva é isotônica em relação a determinada solução, se ela não inchar nem murchar quando se encontrar nessa solução. Por exemplo, se hemácias de mamíferos forem suspensas em solução de cloreto de sódio a 150 mmol por litro (cerca de 0,9%), as células manterão o tamanho, forma e volume. Entretanto, se forem suspensas em uma solução isosmótica de uréia (0,3 mol por litro), rapidamente incharão e estourarão. A solução de uréia, embora isosmótica, não é isotônica, pois a uréia rapidamente penetra a membrana das hemácias, de modo que a concentração de uréia no interior e exterior da célula torna-se idêntica. Os eletrólitos não se movimentam para fora da célula, que se comporta como se estivesse suspensa em água destilada. Devido aos sais estarem presentes no interior, e ausentes no exterior, a água flui para dentro da célula, que incha e estoura.

A *isosmose* é definida em termos físico-químicos; a *isotonicidade* é uma palavra descritiva baseada no comportamento das células em uma determinada solução.

INVERTEBRADOS AQUÁTICOS

Animais marinhos

A maioria dos invertebrados possui uma concentração osmótica em seus fluidos corpóreos igual àquela da água do mar; são *osmoconformadores*. Do ponto de vista osmótico, isso elimina a principal dificuldade fisiológica: não têm que enfrentar o problema do movimento osmótico da água.

Embora, em geral, os invertebrados marinhos sejam osmoconformadores, isso não significa que seus fluidos corpóreos apresentem a mesma composição de *solutos* que a água do mar. Ao contrário, mantêm uma concentração salina que não está em equilíbrio com o meio, o que requer uma ampla regulação.

Tabela 8.3 Concentrações de íons comuns (em milimóis por quilograma de água) na água do mar e em fluidos corpóreos de alguns animais marinhos (Potts e Parry, 1964).

	Na	Mg	Ca	K	Cl	SO ₄	Proteína (g litro ⁻¹)
Água do mar	478,3	54,5	10,5	10,1	558,4	28,8	–
Medusa (<i>Aurelia</i>)	474	53,0	10,0	107	580	15,8	0,7
Poliqueto (<i>Aphrodite</i>)	476	54,6	10,5	10,5	557	26,5	0,2
Ouriço-do-mar (<i>Echinus</i>)	474	53,5	10,6	10,1	557	28,7	0,3
Mexilhão (<i>Mytilus</i>)	474	52,6	11,9	12,0	553	28,9	1,6
Lula (<i>Loligo</i>)	456	55,4	10,6	22,2	578	8,1	150
Isópode (<i>Ligia</i>)	566	20,2	34,9	13,3	629	4,0	–
Caranguejo (<i>Maia</i>)	488	44,1	13,6	12,4	554	14,5	–
Caranguejo da praia (<i>Carcinus</i>)	531	19,5	13,3	12,3	557	16,5	60
Lagosta norueguesa (<i>Nephrops</i>)	541	9,3	11,9	7,8	552	19,8	33
Ciclóstomo (<i>Myxine</i>)	537	18,0	5,9	9,1	542	6,3	67

Concentração iônica nos fluidos corpóreos

As concentrações dos principais íons do sangue de alguns invertebrados são fornecidas na tabela 8.3. Em alguns animais, as concentrações são semelhantes às da água do mar, porém em outros diferem substancialmente. Por exemplo, vários invertebrados possuem magnésio na mesma concentração que a água do mar, mas outros têm concentrações muito mais baixas. O mesmo é válido para o sulfato.

Tais diferenças podem ser mantidas apenas se a superfície do corpo, incluindo a delgada membrana da superfície das brânquias, for relativamente impermeável ao íon em questão. Algumas quantidades desses íons penetrarão de qualquer forma, pois nenhum animal é completamente impermeável e todos os alimentos ingeridos contêm alguns solutos. Portanto, os animais precisam ter um mecanismo para a eliminação de alguns íons, enquanto mantêm outros em um nível mais alto que na água. A eliminação regulada de solutos é a principal função dos órgãos excretores, como os rins.

Vários animais relacionados na tabela 8.3 regulam suas concentrações de sulfato em níveis menores que a metade daquela da água do mar. Essas grandes diferenças, obviamente, indicam exclusão e eliminação desse

íon – em outras palavras, regulação iônica ativa. Se a concentração de um animal diferir apenas ligeiramente daquela da água do mar, fica menos claro se a diferença é atribuível à regulação. Em particular, as proteínas têm uma influência considerável na distribuição de íons através da membrana semipermeável (conhecido como efeito Donnan, ver Apêndice E). Uma diferença na concentração iônica, portanto, não indica, necessariamente, regulação ativa do íon em questão.

A dificuldade da avaliação precisa da função das proteínas e do efeito Donnan sobre vários íons foi contornada de uma maneira simples pelo pesquisador britânico J. D. Robertson (1957), que colocou uma amostra fluida em uma bolsa semipermeável de celofane, a qual foi imersa na água do mar. Devido à capacidade dos sais e água de atravessarem o celofane, mas não das proteínas, a concentração iônica dentro da bolsa, no equilíbrio, diferia um pouco daquela da água do mar, sendo essas diferenças causadas pelo efeito Donnan das proteínas. Este procedimento é conhecido como *diálise*.

A concentração no interior da bolsa serve como linha de base e a concentração de cada íon encontrada nos animais é expressa como uma porcentagem dessa linha de base. Uma diferença considerável entre os valores

Tabela 8.4 Regulação iônica em alguns invertebrados marinhos. Concentrações no plasma ou fluido celômico expressas como porcentagens da concentração no fluido corpóreo dialisado em relação à água do mar (Robertson, 1957).

Animal	Na	Mg	Ca	K	Cl	SO ₄
Celenterados						
<i>Aurelia aurita</i>	99	97	96	106	104	47
Equinodermas						
<i>Marthasterias glacialis</i>	100	98	101	111	101	100
Tunicados						
<i>Salpa maxima</i>	100	95	96	113	102	65
Anelídeos						
<i>Arenicola marina</i>	100	100	100	104	100	92
Sipunculídeos						
<i>Phascolosoma vulgare</i>	104	69	104	110	99	91
Crustáceos						
<i>Maia squinado</i>	100	81	122	125	102	66
<i>Dromia vulgaris</i>	97	99	84	120	103	53
<i>Carcinus maenas</i>	110	34	108	108	104	61
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> *	94	24	92	95	87	46
<i>Nephrops norvegicus</i>	113	17	124	77	99	69
Moluscos						
<i>Pecten maximus</i>	100	97	103	130	100	97
<i>Neptunea antiqua</i>	101	101	102	114	101	98
<i>Sepia officinalis</i>	93	98	91	205	105	22

*Esse caranguejo grapsóide é o único animal listado que é hiposmótico em relação à água do mar (concentração iônica de 86% da água do mar).

observados e a concentração atingida passivamente pela diálise deve ser resultante de uma regulação ativa desse íon em particular. Alguns resultados de tais experimentos estão apresentados na tabela 8.4.

Os equinodermas não apresentam regulação significativa de qualquer íon. O celenterado *Aurelia*, uma medusa, regula unicamente o sulfato, que é mantido consideravelmente abaixo da concentração na água do mar. Nesse animal, a concentração baixa de sulfato está diretamente relacionada a um problema de fluotabilidade: a exclusão do íon sulfato pesado reduz a densidade da medusa, que conseqüentemente fica impedida de submergir (ver Cap. 10).

Os crustáceos relacionados na tabela 8.4 demonstram o aspecto interessante de que o nível plasmático de magnésio é baixo nos que têm a capacidade de movimentação rápida. O caranguejo *Pachygrapsus* e o *Nephrops*,

parecido com a lagosta, são animais ativos e de rápida movimentação; por outro lado, o caranguejo-aranha *Maia* é de movimentação lenta e tem uma alta concentração de magnésio. O magnésio é um agente anestésico que deprime a transmissão neuromuscular e poder-se-ia concluir, de forma precipitada, que a alta concentração de magnésio esteja relacionada ao baixo nível de atividade desses crustáceos. Entretanto, a observação complementar de que a sépia (*Sepia*), que se movimenta rapidamente e nada bem, possui uma concentração de magnésio tão alta quanto a do bivalve *Pecten*, levanta suspeita sobre a existência de uma correlação causa-efeito entre a atividade e a concentração de magnésio.

Concentração intracelular e regulação de volume

Até agora foram discutidas as relações entre a água circundante e as concentrações de solutos no sangue e em

outros fluidos corpóreos. As concentrações dos íons *no interior* das células são, em geral, muito diferentes que no exterior; por exemplo, as concentrações de sódio e cloro são habitualmente baixas no meio intracelular e altas no extracelular, e o potássio encontra-se geralmente elevado no interior e baixo no exterior da célula. Entretanto, as células são isosmóticas em relação aos fluidos teciduais circundantes e ao sangue, embora sejam diferentes as concentrações dos solutos isolados.

Para ilustrar os problemas de regulação de volume, podemos considerar a membrana celular permeável à água, porém, impermeável aos solutos. Uma alteração na concentração extracelular causará uma alteração no volume celular. Se a concentração extracelular for reduzida, a célula absorverá água e inchará; se a concentração celular for aumentada, a água será retirada e a célula murchará. Na realidade, na maioria dos animais, o volume celular é regulado de forma que a célula, após um distúrbio inicial, retorna ao seu volume normal, que permanece relativamente constante.

Está bem demonstrado que a concentração intracelular de aminoácidos livres é um fator importante no controle do volume celular em meios com salinidade variável. À medida que a salinidade da água aumenta ou diminui, os aminoácidos das células aumentam e diminuem de modo que as células permanecem isotônicas em relação aos seus arredores.

Tem sido proposto que a diminuição na concentração de aminoácidos poderia ser obtida pela síntese protéica e a concentração recuperada pela degradação de proteínas. Uma outra sugestão é que quando um animal está sob estresse pela baixa salinidade, os aminoácidos intracelulares atravessam as membranas celulares inicialmente distendidas, acompanhados necessariamente por água, e o volume celular é recuperado. Segundo essa proposição, que é sustentada por estudos do músculo cardíaco dos moluscos, a regulação de volume nas células depende das características de permeabilidade da membrana celular que, por sua vez, são influenciadas pela concentração osmótica extracelular (Pierce e Greengard, 1973).

As alterações nas células dos vertebrados, durante o ajuste às alterações na salinidade, assemelham-se às das invertebrados. À medida que a salinidade do meio aumenta ou diminui, alterações correspondentes ocorrem na concentração intracelular de aminoácidos,

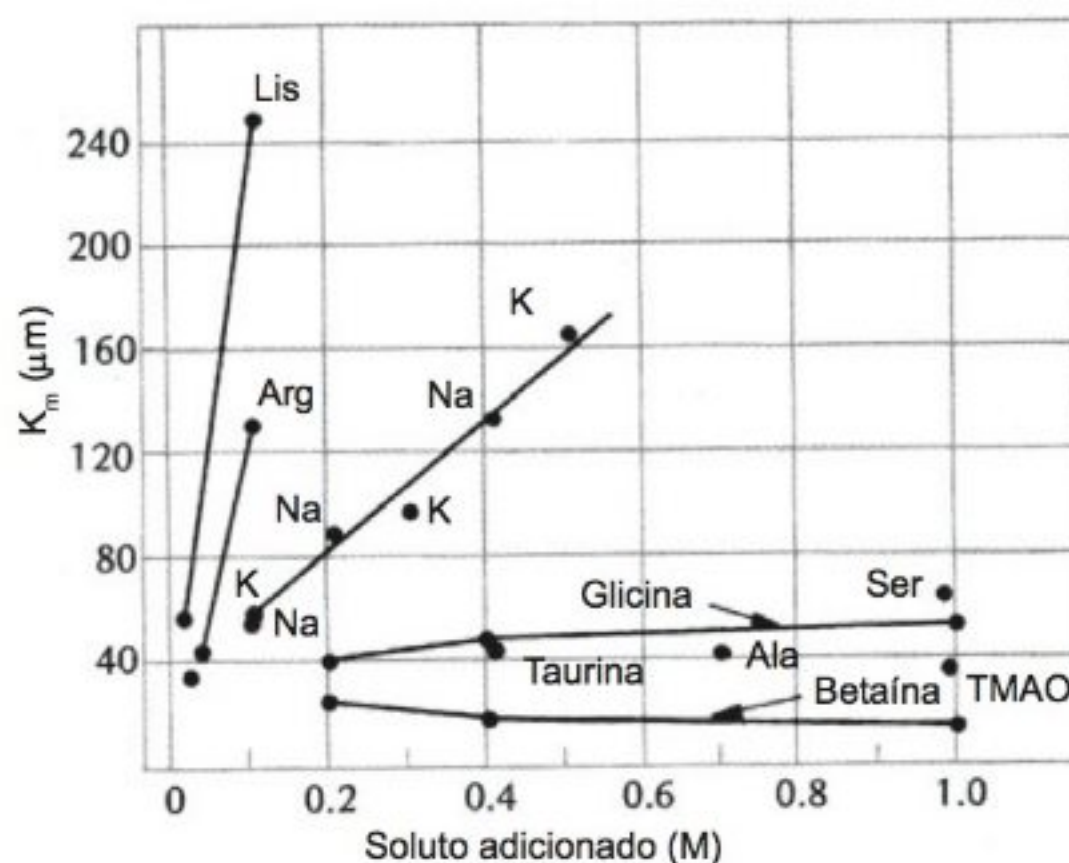


Fig. 8.1 A atividade da enzima fosfoenolpiruvato do caranguejo *Pachygrapsus* é intensamente influenciada pelas concentrações iônicas de sódio e potássio. Porém, alterações em vários aminoácidos comuns apresentam pouco, ou nenhum, efeito sobre a enzima. Dois outros aminoácidos (lisina e arginina) têm um efeito perturbador ainda mais intenso que os íons Na^+ e K^+ . K_m é a concentração do substrato na qual a reação ocorre à metade de sua velocidade máxima (Bowling e Somero, 1979).

que visam a manutenção de um volume celular constante (Fugelli e Zachariassen, 1976). Em princípio, entretanto, a regulação do volume celular parece ser determinada por mecanismos similares em vertebrados e invertebrados.

Por que a regulação intracelular é baseada em moléculas orgânicas, quando o aumento na concentração sanguínea é causado principalmente por íons inorgânicos?

As concentrações iônicas intracelulares são sempre muito diferentes daquelas do meio externo, mas isso não é tudo. Acontece que cátions comuns, Na^+ e K^+ , têm um efeito perturbador considerável sobre a ação de enzimas metabólicas e alterações substanciais nas suas concentrações poderiam causar um grande desarranjo no metabolismo celular (Fig. 8.1). A constante de Michaelis (que indica a concentração de substrato na qual uma reação enzimática ocorre à metade da velocidade máxima) varia sete vezes quando a concentração de íons sódio ou potássio é alterada de 0,1 a 0,5 mol por litro. Entretanto, a constante de Michaelis não é praticamente afetada por alterações em vários aminoácidos, até concentrações que

chegam a 1 mol por litro. Esses são os aminoácidos que comumente estão presentes em altas concentrações nos invertebrados marinhos: glicina, serina, beta-alanina e vários outros (Bowlus e Somero, 1979).

Por outro lado, outros aminoácidos apresentam um efeito perturbador intenso sobre as reações enzimáticas. Isso se aplica, por exemplo, para arginina e lisina, que estão entre os que não se modificam em resposta às alterações osmorregulatórias nas concentrações intracelulares de aminoácidos.

Com o conhecimento de que os íons sódio e potássio influenciam reações enzimáticas, é mais fácil entender o porquê da grande importância dos aminoácidos como solutos intracelulares para o equilíbrio das concentrações osmóticas intra e extracelulares. Por exemplo, nas fibras musculares dos crustáceos, 70% da concentração osmótica intracelular é devida aos aminoácidos, com a glicina perfazendo mais da metade (Clark e Hinke, 1981).

Animais em águas doce e salobra

Se transferirmos uma variedade de animais marinhos para água do mar um pouco diluída, a 80% da sua concentração máxima, a maior parte provavelmente sobreviverá. Quando, após algum tempo, são analisados os fluidos corpóreos, verifica-se que se adaptaram à diluição e estabeleceram concentrações iônicas novas e inferiores em seus fluidos corpóreos. Os osmoconformadores (p. ex., estrelas-do-mar e ostras) terão a mesma concentração osmótica do meio diluído, embora as concentrações dos íons isolados ainda difiram daquelas da água do mar diluída. Os osmorreguladores, por outro lado, resistem à diluição, de modo mais ou menos bem-sucedido, e permanecem hiperosmóticos.

Desse modo, os animais marinhos que alcançam a água salobra são de dois tipos: osmoconformadores passivos e osmorreguladores ativos. Um osmoconformador, como uma ostra, consegue tolerar uma diluição considerável e também, até certo ponto, resiste aos efeitos da diluição periódica da água no estuário, pois mantém suas conchas fechadas. Entretanto, a longo prazo, os reguladores ativos conseguem resistir de modo mais satisfatório às flutuações do meio.

A seguir, será visto como os reguladores ativos comportam-se em água do mar diluída. A relação entre as concentrações nos fluidos corpóreos e na água são

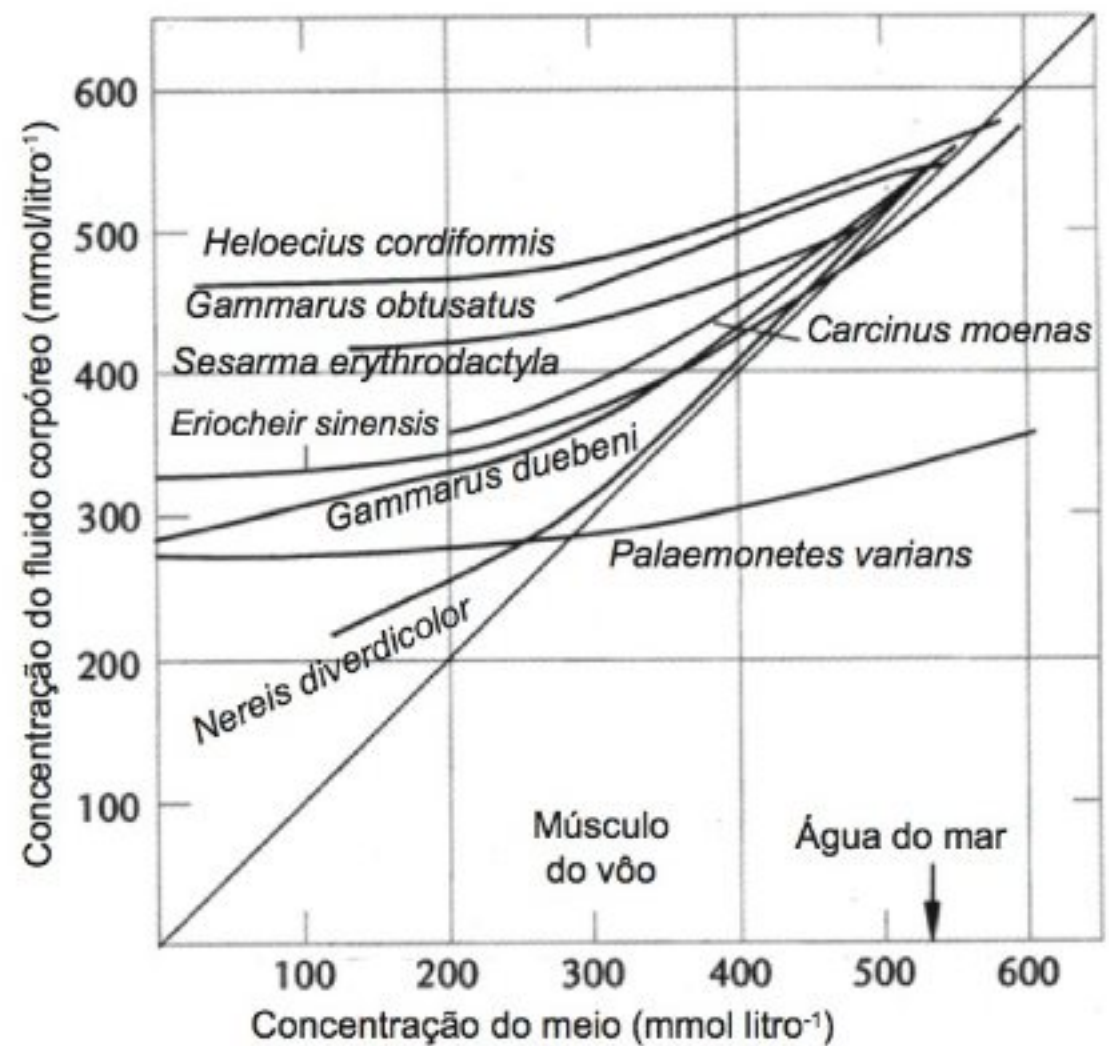


Fig. 8.2 Relação entre as concentrações dos fluidos corpóreos e do meio, em vários animais de água salobra. A água do mar com concentração máxima está indicada por uma seta. A reta diagonal indica concentrações equivalentes nos fluidos corpóreos e no meio.

mostradas na figura 8.2 para vários osmorreguladores. Mesmo os bons reguladores apresentam certas limitações. Por exemplo, o caranguejo da praia europeu, *Carcinus*, não consegue sobreviver em água salobra que esteja a uma diluição maior que cerca de um terço da água do mar normal.

O limite de diluição tolerado pelo caranguejo da praia, e por muitos outros animais de água salobra, varia com a localização geográfica. Um caranguejo da praia do Mar do Norte é muito menos tolerante à água diluída que um caranguejo da praia do Mar Báltico, onde a concentração salina é normalmente inferior à do mar aberto.

Um outro caranguejo, o caranguejo mitene chinês, *Eriocheir*, consegue tolerar diluições bem maiores e, de fato, é capaz de penetrar em água doce. Para a reprodução, o caranguejo mitene precisa retornar para o mar e, portanto, não pode se estabelecer permanentemente e desenvolver todo o seu ciclo de vida em água doce.

Em princípio, os animais de água doce apresentam um comportamento osmótico semelhante aos osmorreguladores bem-sucedidos em água salobra, porém, há

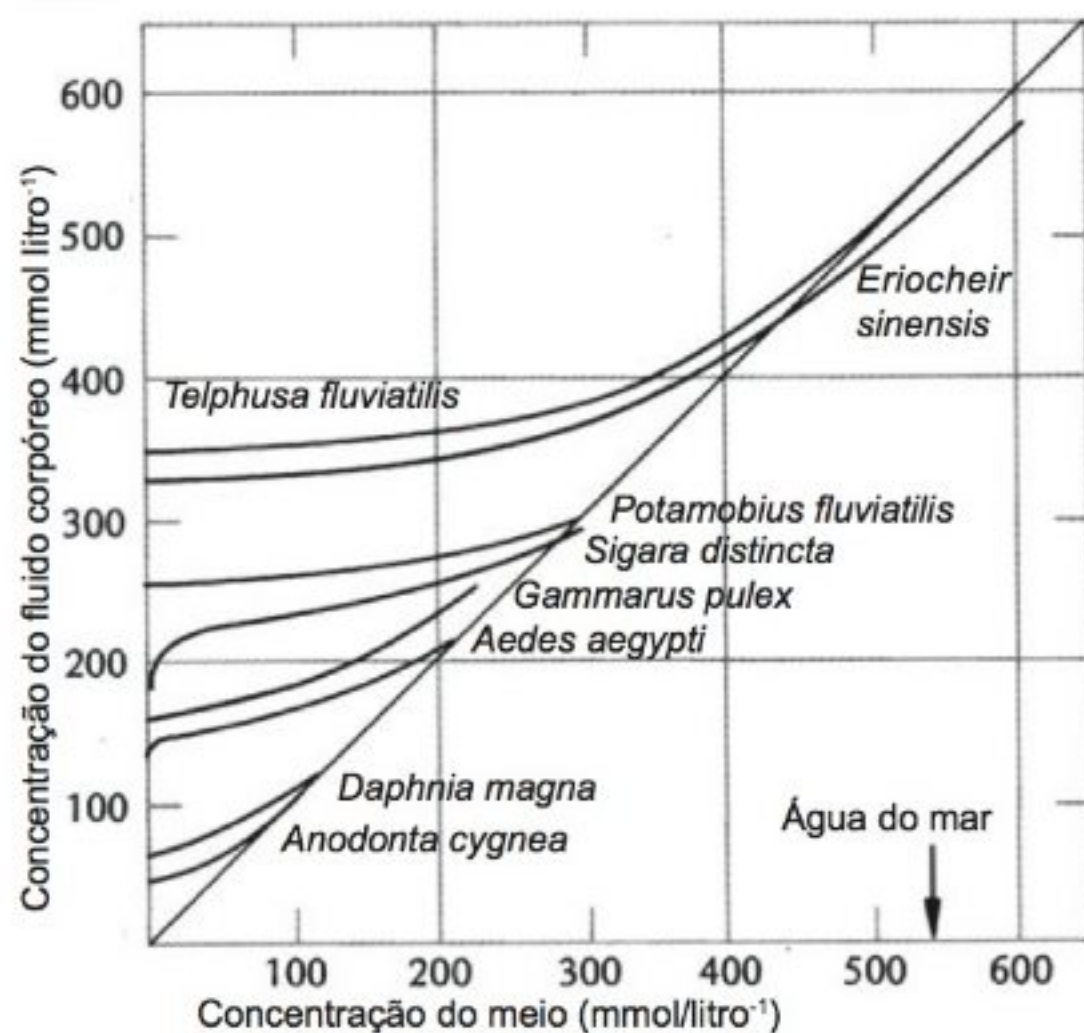


Fig. 8.3 Relação entre as concentrações dos fluidos corpóreos e do meio em vários animais de água doce. A água do mar na concentração máxima está indicada por uma seta. A reta diagonal indica concentrações equivalentes nos fluidos corpóreos e no meio (Beadle, 1943).

grandes diferenças nas concentrações de seus fluidos corpóreos (Fig. 8.3). Um crustáceo, como o lagostim, *Potamobius*, mantém uma concentração osmótica em torno de 500 mOsm por litro, mas o bivalve de água doce, *Anodonta*, mantém menos de um décimo dessa concentração, apenas cerca de 50 mOsm por litro. Contudo, o *Anodonta* é hiperosmótico e não se conhece nenhum animal de água doce que permite que sua concentração se reduza ao nível daquela da água doce em que vive.

A maioria dos principais filos animais têm representantes tanto na água do mar quanto na doce, embora o número de espécies no mar seja muito maior. Não são encontrados equinodermas em água doce e entre os moluscos, toda a classe de cefalópodos (polvos e lulas) não está presente em água doce.

Mecanismos de osmorregulação

Quando um animal é hiperosmótico em relação ao meio circundante, ele se depara com dois problemas: (1)

a água tende a fluir para o interior do animal, devido à sua maior concentração interna de soluto, e (2) os solutos tendem a ser perdidos, porque a concentração interna é superior e também porque a água que entra precisa ser excretada, arrastando consigo alguns solutos. A magnitude desses problemas poderia ser reduzida fazendo-se com que todas as superfícies fossem extremamente impermeáveis, porém se desconhece um animal que seja completamente impermeável. De qualquer maneira, as superfícies respiratórias necessitam ser delgadas e grandes o suficiente para permitir difusão adequada de gases, e elas são geralmente o local de maior perda de solutos e ganho de água.

Transporte ativo. Como um animal consegue compensar a perda de soluto? Seria possível obter os íons necessários pela alimentação e poderia ser isso suficiente para um animal altamente impermeável. Entretanto, muitos animais de água doce não são particularmente impermeáveis e apesar disso, mesmo quando passam fome, mantêm suas usuais altas concentrações, o que é obtido pela captação direta de íons do meio.

O modo mais simples de demonstrar essa captação é manter um animal, por exemplo um lagostim, em água corrente ou destilada trocada com frequência. Isso diminuirá gradualmente os sais no lagostim, de forma que sua concentração será reduzida de, digamos, 500 para 450 mOsm por litro, a qual ele tolera sem dificuldade. Se um lagostim for, então, recolocado em água doce comum, sua concentração sanguínea aumentará novamente, embora a água doce seja 100 vezes mais diluída que o sangue (p. ex., 5 mOsm por litro).

Nesse experimento, como o lagostim retirou íons de uma solução diluída e os transferiu para uma concentração muito mais alta no sangue, os íons foram transportados contra um gradiente de concentração. Tal transporte é denominado transporte ativo.*

Os órgãos responsáveis pela captação iônica ativa nem sempre são conhecidos. Admite-se que a superfi-

* O transporte ativo é definido como sendo o transporte contra um gradiente eletroquímico e, como tal, é um processo que requer energia. Ele é geralmente chamado de transporte "ascendente", em oposição à difusão passiva ou "descendente" ao longo do gradiente de concentração.

cie geral do corpo de alguns animais seja o órgão de captação, porém, trata-se de uma conclusão baseada principalmente na falta de outros órgãos que poderiam ser testados para esta função. Em outros animais, notadamente em crustáceos e insetos, o revestimento geral do corpo não participa do transporte ativo. Há evidências conclusivas de que as brânquias dos crustáceos são órgãos que realizam o transporte ativo de íons e que alguns apêndices de larvas de insetos aquáticos, notadamente as “brânquias anais”, são órgãos para a captação iônica. Não há antagonismo entre a osmorregulação e a respiração, o mesmo órgão pode servir para ambas as funções, como ocorre com as brânquias dos caranguejos de água doce e lagostins. Todavia, as “brânquias anais” das larvas de insetos provavelmente não possuem função respiratória e são órgãos exclusivamente de osmorregulação.

Para o transporte ativo há a necessidade de *energia*, e seria interessante conhecer o aumento na demanda energética à medida que o animal movimenta-se em água mais diluída. Se um caranguejo de praia *Carcinus*, que é bastante tolerante à água salobra, for transferido da água do mar para soluções progressivamente mais diluídas, sua taxa de consumo de oxigênio aumentará consideravelmente. Quando colocado em água do mar, a um quarto de sua concentração máxima, o seu consumo de oxigênio é aumentado em cerca de 50%, e poder-se-ia facilmente concluir que esse aumento é atribuível ao trabalho do transporte ativo de íons, necessário para o caranguejo manter-se em água diluída.

Em contraste, o caranguejo mitene *Eriocheir* possui a mesma taxa metabólica na água do mar, em água salobra e em água doce. Portanto, esse animal, não parece dispendir energia extra mensurável para manter-se, nem mesmo em água doce. Essa diferença poderia ser explicada se o caranguejo mitene fosse mais impermeável que o caranguejo de praia, mas não há diferença marcante nas permeabilidades dos dois animais. Portanto, a determinação da alteração no consumo de oxigênio não fornece informação confiável acerca do gasto energético na osmorregulação (Potts e Parry, 1964).

A energia necessária para a osmorregulação pode, entretanto, ser calculada a partir de considerações termodinâmicas. Se conhecermos a quantidade de soluto perdida em determinado período, saberemos quanto deverá ser captado do meio para o animal manter-se em

estado de equilíbrio. O trabalho osmótico (T_{osm}) necessário depende da concentração de soluto no meio (C_{meio}) e no sangue (C_{sang}), e o trabalho para movimentar 1 mol é dado pela seguinte equação, na qual R é a constante universal dos gases, T é a temperatura absoluta e n é o número de moles movimentados:

$$T_{osm} = R T n \ln \frac{C_{sang}}{C_{meio}}$$

Nesse modelo, será admitido que a superfície do animal seja permeável à água, mas impermeável aos solutos. Em um meio hipotônico, a água entra por osmose e o mesmo volume de água deve ser removido na forma de urina. A permeabilidade do animal determina o influxo de água e o volume urinário é, portanto, uma medida da permeabilidade. Alguns solutos são perdidos na urina e a quantidade total de solutos perdidos é o produto do volume urinário e sua concentração, $V_u \times C_u$.

Pode-se observar que o trabalho osmótico para a captação iônica depende da permeabilidade do animal e da perda de soluto, segundo:

$$T_{osm} = R T V_u C_u \ln \frac{C_{sang}}{C_{meio}}$$

Alguns animais produzem urina isotônica em relação ao sangue. Muitos outros reabsorvem alguns solutos da urina e produzem uma urina hipotônica. No último caso, menos soluto é perdido, mas trabalho é necessário para a reabsorção da urina, para torná-la hipotônica. Isso complica o cálculo do trabalho osmótico mínimo necessário, porém, o resultado é que a reabsorção de solutos da urina constitui uma economia considerável.

As estimativas do trabalho osmótico mínimo necessário para a osmorregulação em água doce, para três espécies animais, estão reunidas na tabela 8.5. A informação acerca das concentrações sanguínea e urinária e volume urinário é usada para o cálculo do trabalho osmótico.

O primeiro animal, o caranguejo mitene, *Eriocheir sinensis*, é um animal marinho que entra rapidamente em água doce. Sua concentração urinária iguala-se à sanguínea, que é normal para os invertebrados marinhos. O trabalho osmótico necessário para recuperação dos solutos perdidos do meio diluído é de pequena proporção: 0,5% da taxa metabólica do animal.

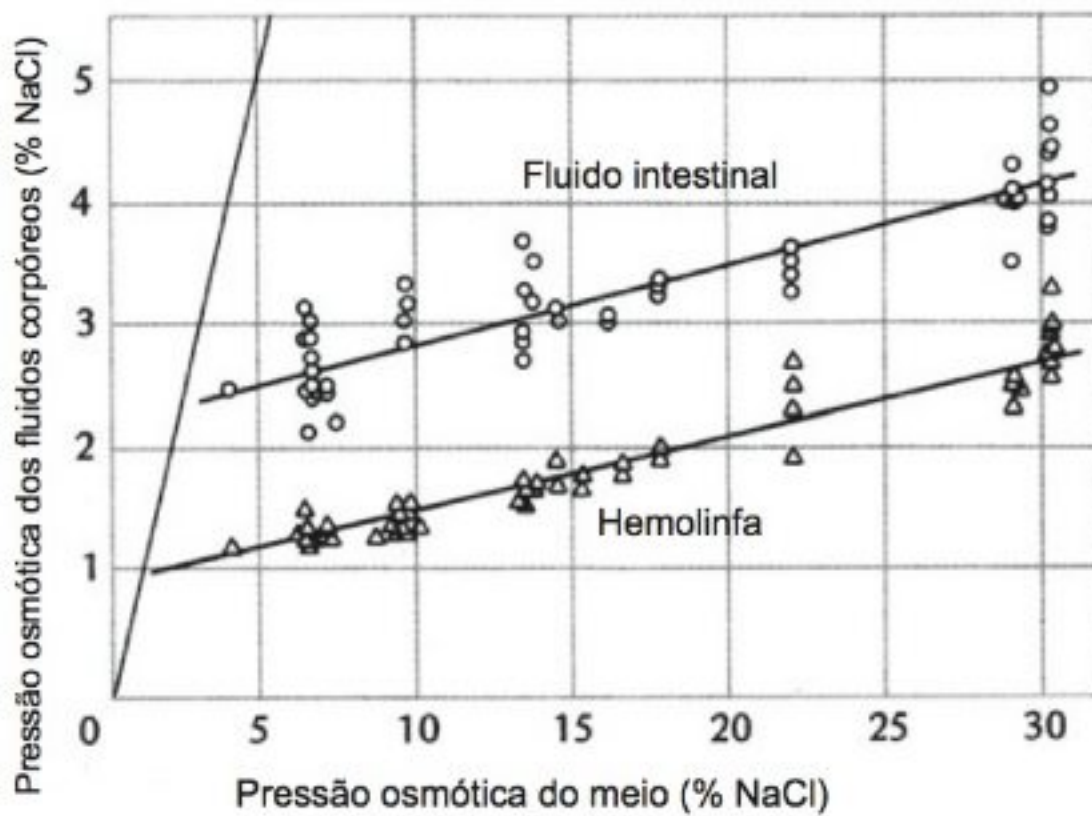


Fig. 8.4 Pressão osmótica dos fluidos corpóreos de um camarão de água salgada em soluções de NaCl altamente concentradas. A reta que passa pela origem, indica concentrações equivalentes no fluido corpóreo e no meio (Croghan, 1958a).

regulação é de suma importância. O melhor exemplo conhecido é, provavelmente, o camarão de água salgada *Artemia*, que é encontrado em números extraordinários em lagos salgados e em reservatórios litorâneos de evaporação, onde o sal é obtido para uso comercial pela evaporação da água do mar.

Embora o camarão de água salgada não consiga sobreviver em água doce, pode adaptar-se a meios que variam de aproximadamente um décimo da água do mar à água salgada cristalizada, que contém cerca de 300 g de sal por litro. Em água do mar diluída, *Artemia* é hipertônico em relação ao seu meio e comporta-se como um organismo de água salobra. Em concentrações superiores, ele é um excelente hiporregulador; em água salgada concentrada, ainda mantém seu fluido corpóreo a uma pressão osmótica não superior a um décimo da do meio (Fig. 8.4).

O camarão de águas salgadas mantém sua concentração osmótica baixa, não por ser extremamente impermeável à água e íons, mas por regulação ativa. Ele sorve continuamente o meio e a pressão osmótica do fluido intestinal é apreciavelmente superior àquela da hemolinfa (sangue). Entretanto, embora a pressão osmótica do fluido intestinal permaneça superior em relação à da hemolinfa, as concentrações de sódio e cloro no fluido intestinal são consideravelmente inferiores

àquelas da hemolinfa. O sódio e o cloro precisam ser retirados do intestino por captação ativa e para que sejam eliminados do corpo, de modo que as concentrações sangüíneas desses íons sejam mantidas baixas, deve ocorrer a excreção em outro local. É provável que o epitélio das brânquias exerça uma função fundamental nesse processo.

A larva do *Artemia* parece utilizar um sítio diferente para a secreção ativa de sódio, o “órgão do pescoço”, uma estrutura especializada localizada na superfície dorsal do animal (Conte e col., 1972).

Várias espécies de larvas de mosquitos conseguem desenvolver-se igualmente bem em água doce e salina, que é várias vezes mais concentrada que a hemolinfa, conseguindo até mesmo tolerar salinidades três vezes superior à da água do mar. Ainda mais extraordinário, as larvas do mosquito *Aedes campestris* conseguem crescer em lagos salgados alcalinos, nos quais o sal dominante é o bicarbonato de sódio e onde o pH excede 10.

Em água com baixa salinidade, as larvas do *Aedes* são hiperosmóticas em relação ao meio, porém, a concentrações superiores, são hiposmóticas. Essas larvas conseguem adaptar-se a concentrações que variam mais de 500 vezes, sem alterar, mais que duas vezes, as concentrações dos principais íons da hemolinfa.

As larvas do *Aedes* respondem a salinidades externas crescentes, aumentando várias vezes a taxa de ingestão de água. Parece ser o único modo de obter água para compensar a perda para o meio concentrado, mas a ingestão também significa a assimilação de uma grande carga de íons dissolvidos. A carga salina excessiva é excretada com o auxílio dos túbulos de Malpighi e do reto (será discutido no Cap. 9). As conhecidas papilas anais, que em meio diluído são os principais locais de captação ativa de íons, parecem ser insignificantes para a eliminação do excesso de sal.

O equilíbrio iônico total em uma larva do *Aedes*, em água alcalina, é apresentado na figura 8.5. Em um dia, uma larva de 8 mg ingere 2,4 µl de água, que é mais de um terço do conteúdo hídrico total do seu corpo (6,5 µl). A quantidade de sódio ingerido em um dia (1,2 µmol) é extraordinário – mais que o conteúdo total de sódio do animal (0,96 µmol). Todo o sódio ingerido, juntamente com uma pequena quantidade que penetra através da superfície corpórea (0,1 µmol), é excretado. A quantidade de água necessária para essa excreção (1,8 µl) é inferior

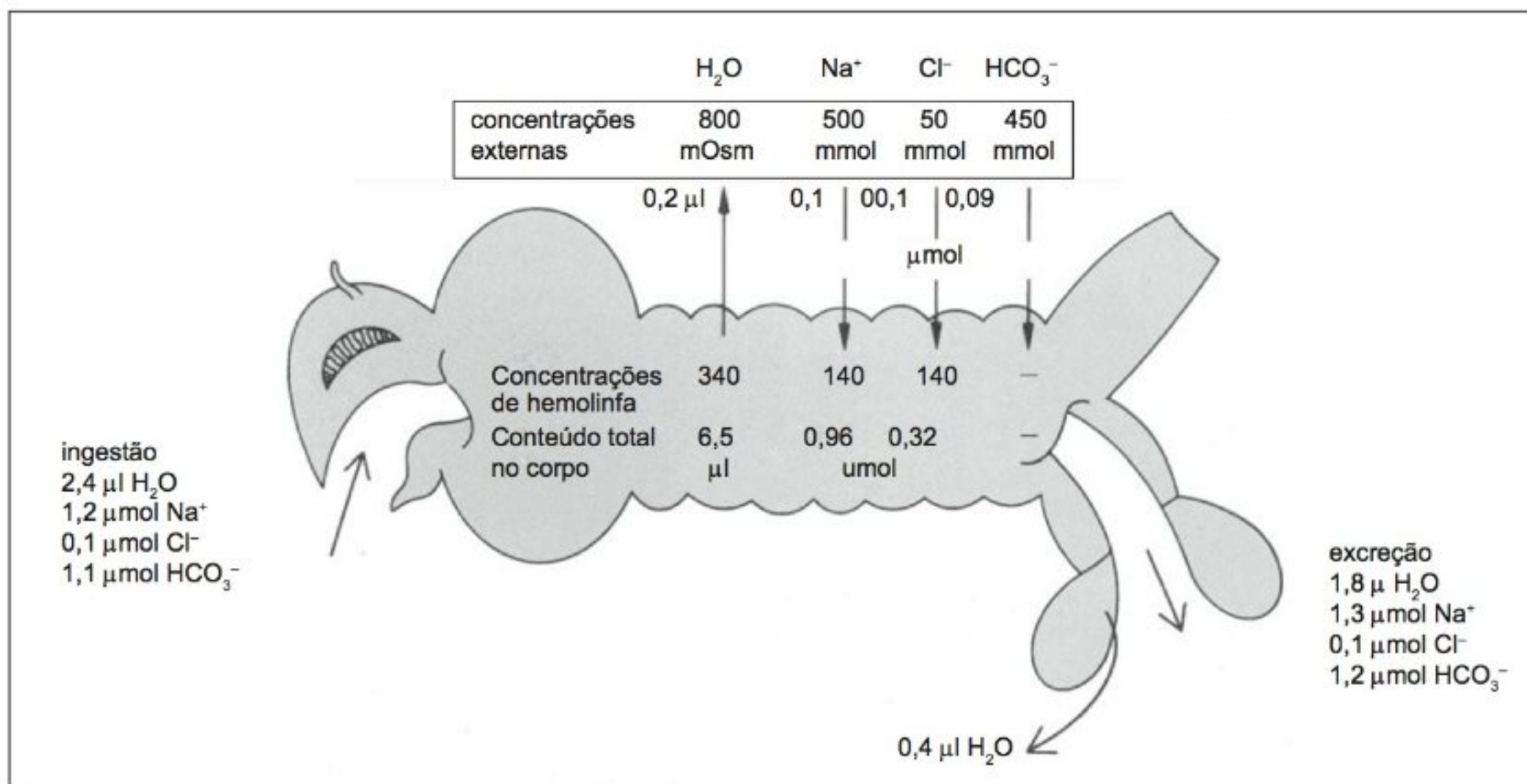


Fig. 8.5 Troca de íons e água por dia em uma larva do *Aedes campestris* de 8 mg, aclimatada à água alcalina hiperosmótica (Phillips e col., 1977).

à quantidade ingerida (2,4 μl), restando o suficiente para suprir o que foi perdido por difusão para o meio concentrado, através da superfície do corpo (0,2 μl) e pelas papilas anais (0,4 μl). Assim, a larva hipotônica é capaz de osmorregular, permanecendo em equilíbrio em uma solução altamente concentrada.

A hiporregulação é, de um modo geral, a exceção, e não a regra entre os invertebrados. Em relação aos vertebrados, verifica-se que a hiporregulação osmótica é muito mais amplamente distribuída, embora ainda não se encontre presente universalmente, pois há outras maneiras de resolver os problemas osmóticos.

VERTEBRADOS AQUÁTICOS

Esta seção abordará essencialmente os peixes e anfíbios. Não se contesta que as baleias e as tartarugas marinhas sejam vertebrados aquáticos, porém, serão tratadas

em um contexto diferente, porque são descendentes de ancestrais terrestres e respiram o ar, e é mais conveniente discuti-las como animais terrestres que vivem em um meio onde não há água doce disponível.

As principais estratégias utilizadas por vertebrados aquáticos ficam evidentes pela análise da tabela 8.6, que relaciona exemplos de vertebrados marinhos e de água doce.

Os representantes marinhos encontram-se divididos em dois grupos distintos: aqueles cujas concentrações osmóticas são idênticas, ou ligeiramente acima daquela da água do mar (peixe bruxa, elasmobrânquios, *Latimeria* e rãs comedoras de caranguejos), e os que apresentam concentrações em torno de um terço da concentração da água do mar (lampréias, teleósteos). O primeiro grupo não apresenta maiores problemas de balanço hídrico, pois se as concentrações interna e externa forem iguais, não haverá fluxo osmótico de água. Em contraste, aqueles que permanecem nitidamente hiposmóticos, vivem em constante perigo de perder

Tabela 8.6 Concentrações dos principais solutos (em milimol por litro) na água do mar e no plasma sanguíneo de alguns vertebrados aquáticos.

	Habitat	Solutos			Concentração osmótica (mOsm litro ⁻¹)
		Na	K	Uréia ^a	
Água do mar		~450	10	0	~1.000
Ciclóstomos					
Peixe-bruxa (<i>Myxine</i>) ^b	Marinho	549	11		1.152
Lampréia (<i>Petromyzon</i>) ^c	Marinho				317
Lampréia (<i>Lampetra</i>) ^b	Água doce	120	3	<1	270
Elasmobrânquios					
Arraia (<i>Raja</i>) ^b	Marinho	289	4	444	1.050
Cação (<i>Squalus</i>) ^b	Marinho	287	5	354	1.000
Arraia de água doce (<i>Potamotrygon</i>) ^d	Água doce	150	6	<1	308
Celacanto (<i>Latimeria</i>) ^e	Marinho	197	7	350	954
Teleósteos					
Peixinho dourado (<i>Carassius</i>) ^b	Água doce	115	4		259
Peixe-sapo (<i>Opsanus</i>) ^b	Marinho	160	5		392
Enguia (<i>Anguilla</i>) ^b	Água doce	155	3		323
	Marinho	177	3		371
Salmão (<i>Salmo</i>) ^b	Água doce	181	2		340
	Marinho	212	3		400
Anfíbios					
Rã (<i>Rana</i>) ^f	Água doce	92	3	~1	200
Rã comedora de caranguejo (<i>R. cancrivora</i>) ^g	Marinho	252	14	350	830 ^h

^a Quando nenhum valor é listado para a uréia, a concentração é da ordem de 1 mmol por litro e osmoticamente insignificante. Os valores para a arraia, cação e celacanto incluem óxido de trimetilamina.

^b Bentley (1971).

^c Robertson (1954).

^d Thorson e col. (1967).

^e Locket (1980).

^f Mayer (1969).

^g Gordon e col. (1961).

^h Valores para rãs mantidas em um meio de cerca de 800 mOsm por litro, ou quatro quintos da água do mar normal.

água para um meio osmoticamente mais concentrado. Nessas condições, os problemas osmóticos e o meio para solucioná-los diferem enormemente entre os vertebrados marinhos. Por outro lado, os vertebrados de água doce possuem, de modo uniforme, concentrações que são aproximadamente um quarto a um terço daquela da água do mar; conseqüentemente, são hiperosmóticos em relação ao meio e teoricamente similares aos invertebrados de água doce.

Ciclóstomos

Os ciclóstomos são animais com formato de enguias e são considerados os mais primitivos de todos os vertebrados. Não possuem esqueleto ósseo, nadadeiras pareadas e mandíbula (são agrupados na classe *Agnata*, vertebrados sem mandíbula).

Existem dois grupos de ciclóstomos: lampréias e peixes-bruxas. As lampréias vivem tanto no mar quanto em água doce, os peixes-bruxas são estritamente mari-

nhos e estenoalinos. De forma curiosa, as lampréias e os peixes-bruxas empregaram duas soluções diferentes para o problema da vida no mar. Os peixes-bruxas são os únicos vertebrados verdadeiros cujos fluidos corpóreos apresentam concentrações semelhantes à da água do mar; de fato, a concentração sanguínea normal de sódio desses animais excede ligeiramente a do meio. No entanto, os peixes-bruxas têm uma regulação iônica pronunciada, mas, por serem isosmóticos e terem altas concentrações de sais, comportam-se, do ponto de vista osmótico, como invertebrados.

À exceção dos peixes-bruxas, todos os vertebrados marinhos mantêm concentrações salinas em seus fluidos corpóreos que são frações do nível de concentração do meio. Essa situação foi citada a favor do argumento de que os vertebrados evoluíram primeiro na água doce e posteriormente invadiram o mar. Os ciclóstomos exibem muitas semelhanças em relação às formas ancestrais dos vertebrados modernos e o conhecimento de suas anatomias tem sido de grande importância para a interpretação dos registros fósseis de vertebrados e para a compreensão do início da evolução destes.

O fato de que os peixes-bruxas fogem ao padrão geral dos vertebrados com concentrações salinas baixas significa que a teoria evolutiva da origem em água doce de todos os vertebrados não tem sustentação a partir de evidências fisiológicas; ou seja, uma baixa concentração salina não é uma tendência universal dos vertebrados. Entretanto, as características fisiológicas modernas não podem ser usadas como argumentos para explicar a evolução de um grupo, pois, de modo geral, a adaptação fisiológica ocorre mais facilmente que as alterações morfológicas. A estrutura anatômica e os registros fósseis, por esse motivo, são mais importantes para as hipóteses sobre a evolução que as provas fisiológicas.

O outro grupo de ciclóstomos, as lampréias, vivem tanto em água doce quanto no mar, mas mesmo a lampréia marinha (*Petromyzon marinus*) é *anádrôma** e sobe os rios para reproduzir-se em água doce.

As lampréias, de água doce ou marinha, têm concentrações osmóticas em torno de um quarto a um terço

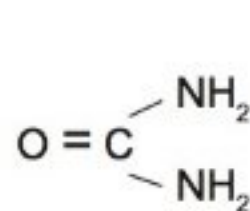
da concentração da água do mar. O principal problema osmótico desses animais é semelhante ao dos peixes teleosteos marinhos ou de água doce. Esses problemas serão discutidos em detalhes mais adiante neste capítulo.

Elasmobrânquios marinhos

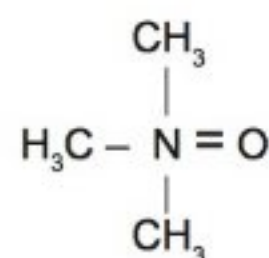
Os elasmobrânquios – tubarões e arraias – são, quase sem exceção, marinhos e solucionaram o problema osmótico da vida no mar de um modo bastante interessante. Como a maioria dos vertebrados, eles mantêm concentrações salinas em seus fluidos corpóreos ao redor de um terço do nível de concentração da água do mar, porém, eles ainda conseguem manter o equilíbrio osmótico. Isso é obtido pela adição de grande quantidade de compostos orgânicos aos fluidos corpóreos, principalmente uréia, de maneira que a concentração osmótica total do sangue iguale, ou exceda ligeiramente, à da água do mar (Tab. 8.6).

A concentração sanguínea de uréia em elasmobrânquios marinhos é mais de 100 vezes superior à dos mamíferos e tais concentrações não seriam suportadas por outros vertebrados. Nesses animais, a uréia é um componente normal de todos os fluidos corpóreos, e os tecidos não podem funcionar adequadamente na ausência de uma alta concentração de uréia. O coração isolado de um tubarão contrai normalmente por horas, quando perfundido com uma solução salina de composição iônica similar à do sangue, contanto que a uréia esteja também presente em alta concentração. Entretanto, se a uréia for retirada, o coração rapidamente deteriorará e cessará de bater.

Além da uréia, um composto orgânico osmoticamente importante no sangue dos elasmobrânquios é o óxido de trimetilamina (TMAO).



Uréia



TMAO

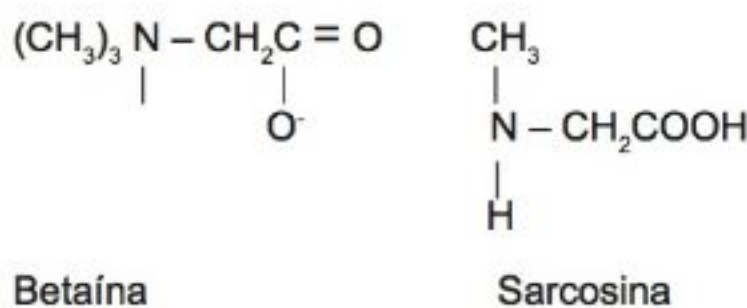
A uréia é o produto final do metabolismo protéico em mamíferos e em alguns outros vertebrados; é excretada pelos rins dos mamíferos, porém, o rim do tubarão reabsorve ativamente esse composto, de forma que ele fica retido no sangue. O TMAO é encontrado em muitos

* Um peixe que vem do mar para desovar em água doce é denominado anádromo (do grego, *ana* = para cima; *dramein* = correr). As savelhas e os salmões são exemplos bastante conhecidos. *Catádroma* (do grego, *kata* = para baixo) refere-se à vida em água doce e ida para o mar. A enguia comum é catádroma, cresce até o tamanho adulto em água doce e vai para o mar para procriar.

organismos marinhos, mas sua origem e metabolismo são ainda pouco conhecidos.

A utilização da uréia para obtenção do equilíbrio osmótico é uma solução bastante refinada para um animal marinho que precisa manter suas concentrações salinas muito abaixo daquelas da água do mar. Entretanto, há um aspecto incômodo da uréia, pois se sabe que ela desestabiliza muitas proteínas, especialmente enzimas. As proteínas dos elasmobrânquios poderiam talvez ter desenvolvido uma adaptação à uréia, mas, paradoxalmente, não parece ser esse o caso.

O dilema foi esclarecido quando foi descoberto que o efeito inibitório da uréia sobre enzimas era antagonizado pelo TMAO. Efeitos antagonísticos semelhantes são produzidos também por dois outros compostos que são aminas metiladas, betaína e sarcosina.



Os efeitos antagonísticos destes compostos metilados sobre a uréia são máximos quando a proporção uréia/metilamina é em torno de 2:1, que é a proporção comumente encontrada em vertebrados que usam compostos orgânicos nitrogenados como uma solução para o problema osmótico da vida na água do mar (Somero, 1986).

Embora os elasmobrânquios tenham solucionado o problema osmótico da vida no mar sendo isosmóticos, eles são ainda capazes de intensa regulação iônica. A concentração de sódio, por exemplo, é mantida em cerca da metade da concentração desse íon na água do mar, o que significa que o sódio tende a difundir-se do meio para o tubarão, principalmente através do delgado epitélio branquial; além disso, um pouco de sódio é ingerido com o alimento. Devido à tendência de aumento da concentração de sódio, que deve ser mantida baixa, o excesso deve ser eliminado.

Parte da excreção de sódio é realizada pelos rins, porém, uma glândula especial, a *glândula retal*, é provavelmente mais importante. Essa pequena glândula desemboca, por meio de um ducto, na porção posterior do intestino, o reto. Secrete um líquido com altas concentrações de sódio e cloro – na realidade, um pouco su-

periores às da água do mar. A glândula retal tem sido um excelente material para o esclarecimento dos processos celulares que estão envolvidos no transporte ativo dos íons monovalentes (Greger e col., 1986).

A função da glândula retal não explica completamente a eliminação de sais em elasmobrânquios. Se essa glândula for removida cirurgicamente, em um cação espinhoso (*Squalus acanthias*), esse tubarão será ainda capaz de manter a concentração iônica plasmática no nível habitual, em torno de metade da concentração da água do mar. Como as brânquias são ligeiramente permeáveis aos sais, a concentração sanguínea deve aumentar gradualmente, a menos que exista algum outro meio de excreção disponível. É provável que os rins tenham uma função central na excreção, mas é desconhecido se as brânquias são também locais para o transporte ativo de íons do sangue nos elasmobrânquios.

O fato de que os elasmobrânquios estão quase em equilíbrio osmótico com a água do mar, elimina o grave problema de perda osmótica de água (que é muito importante para os teleósteos marinhos). Os elasmobrânquios não necessitam ingerir água e dessa forma evitam a alta ingestão de sódio associada à ingestão da água do mar.

É um fato interessante, entretanto, que o sangue dos elasmobrânquios seja, em geral, ligeiramente mais concentrado que a água do mar. Essa maior concentração interna causa um influxo osmótico de pequena monta pelas brânquias. Nesse sentido, o elasmobrânquio ganha lentamente água por osmose, que é usada para a formação de urina e para a secreção a partir da glândula retal. Como excesso da concentração osmótica é atribuível à uréia, sua retenção é uma solução para o difícil problema osmótico da manutenção de uma baixa concentração salina para a vida no mar.

Elasmobrânquios de água doce

Um grande número de elasmobrânquios pertence ao mar, mas alguns penetram em rios e lagos e outros pertencem à água doce. Mesmo entre os elasmobrânquios que são considerados tipicamente marinhos, há algumas espécies com notável tolerância à baixa salinidade do meio externo.

Em várias partes do mundo, tubarões e arraias penetram nos rios e, aparentemente, desenvolvem-se em água doce. Um caso bem conhecido é a existência, no

Lago Nicarágua, do tubarão *Carcharhinus leucas*. Anteriormente, pensava-se que esse tubarão não tinha acesso ao mar, porém, ele é morfologicamente indistinguível da forma marinha e é capaz de movimentar-se livremente para o mar (Thorson e col., 1966).

Quatro espécies de elasmobrânquios encontradas no Rio Perak, na Malásia, provavelmente não vivem em caráter permanente em água doce, mas entram regularmente no mar. A concentração sanguínea deles é inferior àquela das formas estritamente marinhas; em especial, a uréia apresenta uma redução de menos de um terço do seu valor em tubarões marinhos, embora continue bem acima do nível normal para outros vertebrados.

O baixo nível de solutos no sangue reduz os problemas de regulação osmótica, pois o influxo osmótico de água fica diminuído e concentrações salinas menores são mais fáceis de serem mantidas. O influxo osmótico de água reduzido resulta em menos água para ser eliminada pelos rins, e como a urina inevitavelmente contém alguns solutos, um baixo fluxo urinário, por sua vez, reduz a perda urinária de sal. Naturalmente, é difícil afirmar se a redução da concentração sanguínea é uma adaptação primária, ou meramente um resultado passivo de um influxo aumentado de água e concomitante perda urinária.

Um elasmobrânquio, a arraia-lixá amazonense *Potamotrygon*, encontra-se estabelecida de forma permanente em água doce, sendo comum no Rio Amazonas e nos sistemas de drenagem do Orinoco, a mais de 4.000 km do mar. Não sobrevive na água do mar, mesmo quando a transferência ocorre por meio de um aumento gradual na concentração, mas consegue adaptar-se à metade da concentração da água do mar (Bittner e Lang, 1980). A composição média de seu sangue (Tab. 8.7) demonstra uma adaptação completa à água doce, com uma baixa concentração sanguínea de uréia, similar àquela encontrada nos teleósteos de água doce.

O aspecto mais surpreendente é a baixa concentração de uréia – até mesmo inferior à maioria dos animais. Evidentemente, a retenção de uréia não é uma necessidade universal para os elasmobrânquios, uma observação interessante, demonstrando novamente que a função fisiológica é mais mutável que a maioria das estruturas anatômicas e que os argumentos sobre evolução não podem estar baseados, com segurança, em semelhanças ou diferenças fisiológicas.

Tabela 8.7 As concentrações de solutos no soro sanguíneo da arraia-lixá amazonense são semelhantes àsquelas de um peixe teleósteo. Embora a arraia seja um elasmobrânquio, a uréia encontra-se virtualmente ausente dos seus fluidos corpóreos (Thorson e col., 1967).

Soluto	Quantidade por litro	
Sódio	150	mmol
Potássio	5,9	mmol
Cálcio	3,6	mmol
Magnésio	1,8	mmol
Cloreto	149	mmol
Uréia	0,5	mmol
TMAO	0	mmol
Osmolaridade	308	mOsm
Proteína	18	g

O celacanto

Até 1938, acreditava-se que o grupo de peixes conhecido como *Crossopterygii* estava extinto há mais de 75 milhões de anos, pois desapareceram completamente dos últimos registros fósseis. Sua posição na escala evolutiva é bem distante dos peixes modernos, mas próxima aos peixes pulmonados, e é um ancestral dos anfíbios. Em 1938, um espécime vivo de celacanto, *Latimeria*, foi pego na costa do sudeste africano, causando uma comoção em todo o mundo científico. Era grande, media mais de 1,5 m de comprimento e pesava mais de 50 kg, mas foi mal conservado e não foram obtidas informações detalhadas da sua anatomia.

Após muita procura, vários outros espécimes de *Latimeria* foram pegos perto de Madagáscar, e, embora nenhum espécime tenha sido mantido vivo o suficiente para permitir experimentação fisiológica, sabe-se que o celacanto solucionou seus problemas de osmorregulação do mesmo modo que os elasmobrânquios (Locket, 1980).

Peixe teleósteos

Os peixes teleósteos mantêm suas concentrações osmóticas em torno de um quarto a um terço da concentração da água do mar (Tab. 8.6). De um modo geral, os peixes marinhos e de água doce encontram-se dentro

do mesmo intervalo de variação, embora os peixes marinhos sejam propensos a apresentar uma concentração sangüínea um tanto superior. Alguns peixes conseguem tolerar uma ampla variação da salinidade e movem-se bem entre a água do mar, salobra e doce.

Tais movimentações estão freqüentemente associadas ao ciclo de vida; o salmão, por exemplo, reproduz-se em água doce, migra para o mar e, após atingir a maturidade, retoma à água doce para desovar. O ciclo de vida da enguia comum é o inverso: reproduz-se no mar, as larvas são carregadas pelas correntes até atingirem áreas litorâneas, rumando então para a água doce. Quando a maturidade se aproxima, retorna ao mar para reproduzir-se. A mudança de um ambiente para outro requer alterações profundas no processo de osmorregulação.

Teleósteos marinhos

Os peixes marinhos são hiposmóticos e estão em constante risco de perder a água do corpo para a água do mar mais concentrada, pois suas superfícies corpóreas, especialmente a grande superfície branquial, são pouco permeáveis à água. Necessitam de algum modo compensar a inevitável perda osmótica de água e o fazem pela ingestão de água do mar.

Embora a ingestão de água recupere o conteúdo hídrico, grandes quantidades de sais são também ingeridas e absorvidas no trato intestinal, juntamente com a água. A concentração de sais no organismo aumenta e o problema agora é eliminar o excesso de sal. Para conseguir um ganho fluido de água pela ingestão de água do mar, os sais devem ser excretados em concentrações superiores a da água do mar ingerida. O rim do teleósteo não pode servir para esse fim, pois não consegue produzir uma urina que seja mais concentrada que o sangue.

Algun outro órgão deve, portanto, eliminar o excesso de sal. Isso é realizado pelas brânquias, as quais, conseqüentemente, participam da regulação osmótica e das trocas gasosas. A secreção de sal através do epitélio branquial precisa ser um transporte ativo, pois ocorre de uma concentração sangüínea menor para uma maior no meio circundante.

Os principais aspectos da regulação osmótica em teleósteos marinhos estão resumidos na figura 8.6. O diagrama superior exhibe o movimento da água, que é perdida por osmose através da membrana branquial e da

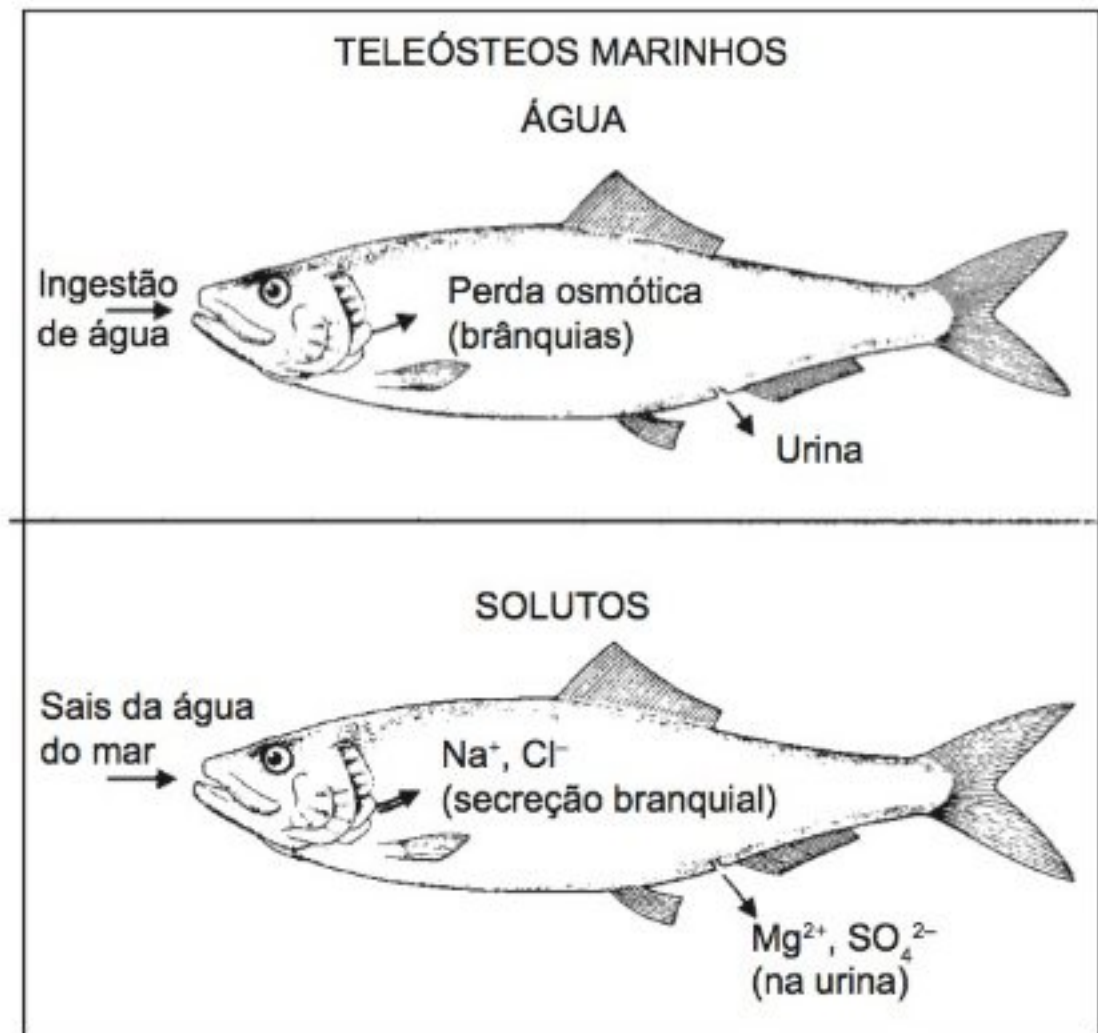


Fig. 8.6 Um teleósteo marinho é osmoticamente mais diluído que a água na qual vive. Devido à maior concentração osmótica do meio, o peixe constantemente perde água (diagrama superior), especialmente através das delgadas membranas branquiais. Uma quantidade adicional de água é perdida pela urina. Para compensar a perda de água, o teleósteo marinho ingere uma quantidade substancial de água do mar. Dos sais ingeridos, sódio e cloro são absorvidos no intestino e eliminados pelas brânquias por transporte ativo (seta dupla, diagrama inferior); o magnésio e sulfato são excretados pelos rins.

urina. Para compensar essas perdas, o peixe ingere água do mar, absorvendo água e sais pelo intestino.

O diagrama inferior na figura 8.6 apresenta o movimento de sais, que são absorvidos pela boca, à medida que o peixe ingere água do mar. A seta dupla nas brânquias indica a eliminação, por transporte ativo, de sódio e cloro. A excreção de sódio e cloro na urina é de menor importância porque a urina do teleósteo é geralmente mais diluída que os fluidos corpóreos. Entretanto, os rins exercem uma importante função na excreção de íons divalentes, magnésio e sulfato, que perfazem, a grosso modo, um décimo dos sais da água do mar. Esses íons não são eliminados pelas brânquias, que parecem transportar somente sódio e cloro.

Embora os peixes marinhos ingiram água do mar, medidas das taxas de ingestão revelaram que apenas

uma pequena fração da captação total de sódio é proveniente da ingestão de águas a maior parte do influxo de sódio ocorre em outro local, presumivelmente porque as brânquias são de algum modo permeáveis. Quer seja através da superfície geral do corpo ou através das brânquias, é certo que os peixes adaptados à água do mar são relativamente permeáveis aos íons e aqueles adaptados à água doce são relativamente impermeáveis (Mota e Maetz, 1965).

O ciprinodontídeo (*Fundulus heteroclitus*), que rapidamente se adapta tanto à água do mar quanto à água doce, foi usado no estudo das alterações de permeabilidade ao sódio e cloro, que ocorrem durante a adaptação a várias concentrações. A permeabilidade diminui dentro de poucos minutos após a transferência para a água doce, porém, o aumento na permeabilidade, quando de volta à água do mar, dura muitas horas (Potts e Evans, 1967).

É evidente a vantagem de uma baixa permeabilidade aos íons em água doce, mas é difícil de entender a vantagem de uma maior permeabilidade na água do mar. Os peixes marinhos necessitam dispendir energia para manter o equilíbrio osmótico na água do mar e parece que uma baixa permeabilidade reduziria esse trabalho. O peixe leva várias horas para retornar a ter uma maior permeabilidade em água do mar e podemos apenas especular sobre o motivo de não reterem permanentemente uma baixa permeabilidade, que parece estar de acordo com suas capacidades fisiológicas.

O transporte iônico é realizado não pelas células epiteliais comuns das brânquias, mas especificamente por algumas células grandes conhecidas como *células de cloreto*. Essas células receberam tal denominação antes que fosse conhecida sua função definitiva (Keys e Willmer, 1932) e por muitos anos persistiram dúvidas se elas eram responsáveis pelo transporte ativo de íons cloro, com o sódio seguindo passivamente, ou se o sódio era ativamente transportado e o cloro atravessava de forma passiva.

Os estudos das células de cloreto tornaram-se mais fáceis quando foi descoberto que elas se encontravam também presentes no opérculo dos peixes, significando que uma parte plana do epitélio poderia ser obtida e usada para experimentação. Durante o transporte ativo é estabelecida uma diferença de potencial através da superfície transportadora, indicando que o cloro realmente está sendo transportado (Karnaky, 1986).

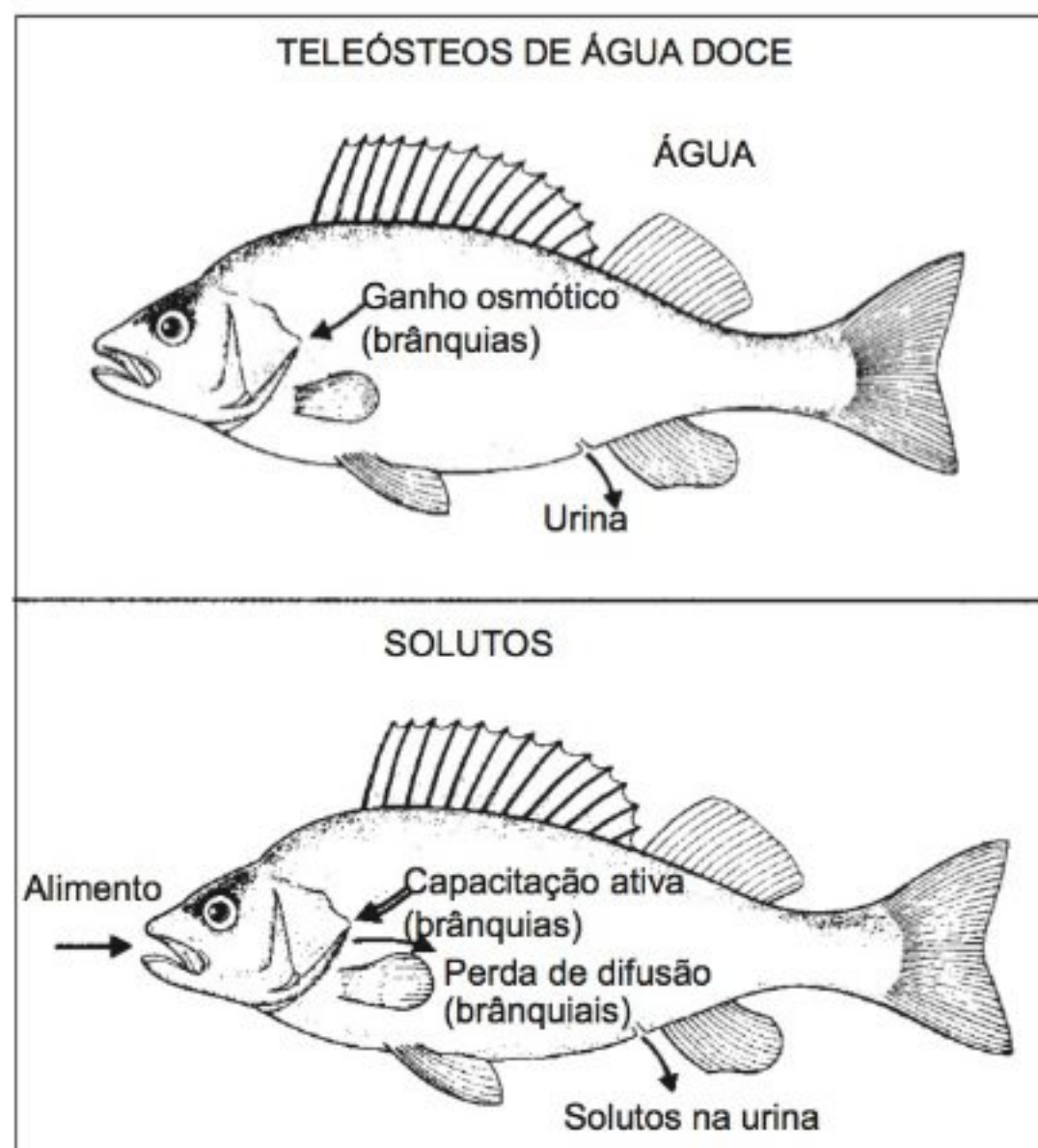


Fig. 8.7 Um teleósteo de água doce é osmoticamente mais concentrado que o meio e, portanto, recebe um influxo osmótico constante, principalmente através das brânquias (diagrama superior). O excesso de água é eliminado na forma de urina. A perda de solutos pelas brânquias e urina é compensada principalmente pela captação ativa nas brânquias (seta dupla, diagrama inferior).

A demonstração final de que a célula de cloro é responsável pelo seu transporte ativo foi realizada com a introdução de uma microsonda diretamente numa célula isolada. A medida do fluxo de corrente revelou que as células de cloro constituem o único elemento significativo no transporte ativo de íons através do opérculo da tilápia (*Sarotherodon mossambicus*), um peixe que consegue se adaptar a qualquer concentração entre a água doce e a água do mar com concentração dobrada (Foskett e Scheffey, 1982).

Teleosteos de água doce

As condições osmóticas para os peixes em água doce lembram aquelas dos invertebrados de água doce. A concentração osmótica no sangue, a grosso modo, varia em torno de 300 mOsm por litro, sendo muito superior à da água doce circundante.

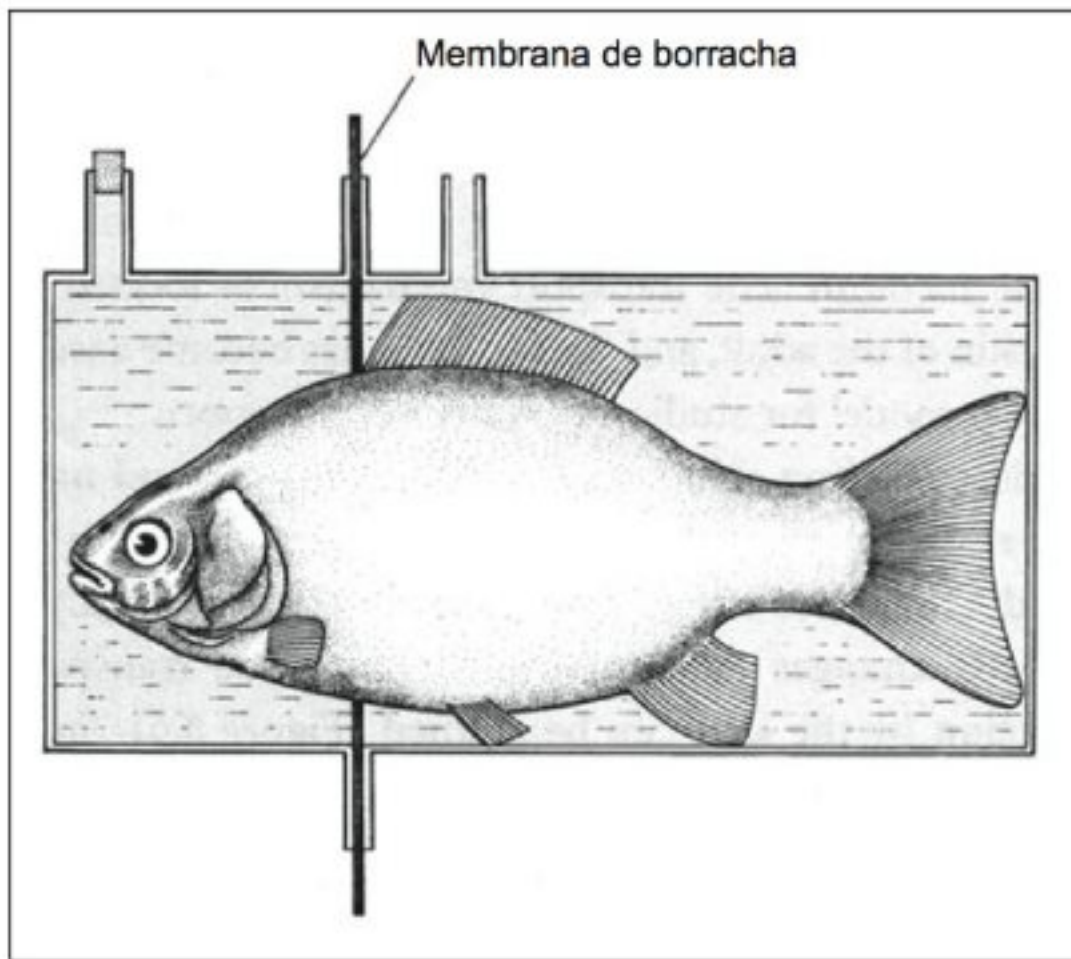


Fig. 8.8 Colocando-se um peixe em um compartimento, no qual as partes ântero-posterior são separadas por uma membrana de borracha, pode-se demonstrar que a pele não participa da captação ativa de íons, a qual é realizada pelas brânquias (Krogh, 1937).

Os principais eventos na osmorregulação de peixes de água doce estão esquematizadas na figura 8.7. O maior problema é o influxo osmótico de água. As brânquias são importantes nesse ganho porque possuem uma grande superfície e uma permeabilidade relativamente alta; a pele é menos relevante. A água em excesso é excretada na forma de urina, que é muito diluída e pode ser produzida em quantidades até um terço do peso corpóreo por dia. Embora a urina não contenha talvez mais de 2 a 10 mmol por litro de soluto, o grande volume urinário, no entanto, causa uma perda substancial de solutos que necessitam ser repostos. As brânquias são também ligeiramente permeáveis aos íons e essa perda deve, do mesmo modo, ser reposta pela captação iônica.

Alguns solutos são ingeridos com o alimento, porém, a captação principal é feita pelo transporte ativo nas brânquias. Isso foi demonstrado, colocando-se um peixe em um compartimento dividido, no qual a cabeça e o restante do corpo podem ser estudados em separado (Fig. 8.8). Nesse experimento, a captação ativa de íons ocorreu apenas no compartimento anterior. Portanto, concluiu-se que a pele tem um pequeno ou, talvez, nenhum papel na absorção ativa.

Peixes catádromos e anádromos

A maioria dos teleósteos tem uma capacidade limitada de movimentar-se entre a água doce e o mar; são relativamente estenoalinos. Já foi mencionado, entretanto, que as lampréias, salmões e enguias movimentam-se entre a água doce e a salgada como parte normal de seus ciclos de vida. Tais movimentações, entre a água doce e a marinha, expõem os peixes a alterações bruscas nas demandas de seus mecanismos osmorreguladores.

Se uma enguia for transferida da água doce para a água do mar, a perda osmótica de água atingirá 4% do peso corpóreo, em 10 horas (Keys, 1933). Se ela ficar impedida de ingerir água do mar, pela colocação de um balão inflado no esôfago, continuará a perder água e morrerá de desidratação em alguns dias. Entretanto, se puder beber, logo começará a sorver água do mar, a perda de peso será interrompida e um estado de equilíbrio será atingido em 1 ou 2 dias. Se a enguia, ao invés, for transferida da água do mar para a doce, haverá um ganho inicial de peso, porém, a formação de urina aumentará e um estado de equilíbrio será atingido novamente em 1 ou 2 dias.

Quando a enguia movimenta-se entre as águas doce e marinha, não somente o fluxo osmótico de água muda de sentido, mas, para atingir um estado de equilíbrio e compensar a perda ou ganho de soluto, o transporte ativo de íons nas brânquias deve também mudar de sentido. Como essa mudança ocorre é ainda desconhecido, embora se admita o envolvimento de mecanismos endócrinos. Também não é conhecido se diferentes populações de células são responsáveis pelo transporte nos dois sentidos, uma ou outra sendo ativada segundo a necessidade. A outra possibilidade é que a polaridade do mecanismo de transporte em todas as células participantes pode ser invertida, de acordo com a demanda, mas ainda não há respostas para essas questões.

O conhecimento acumulado até o presente indica que é improvável que o sentido do transporte em uma célula isolada possa ser invertido. Dos muitos órgãos e tipos de células que participam de algum modo do transporte ativo, não se conhece, com certeza, nenhum deles que seja capaz de realizar tais inversões. A pele de rã, que é um análogo da brânquia de peixe, quando realiza a captação ativa a partir de soluções diluídas de água doce, não parece ser capaz de inverter o sentido do transporte na única espécie conhecida por habitar a água do mar, a rã comedora de caranguejos (discussão na próxima seção).

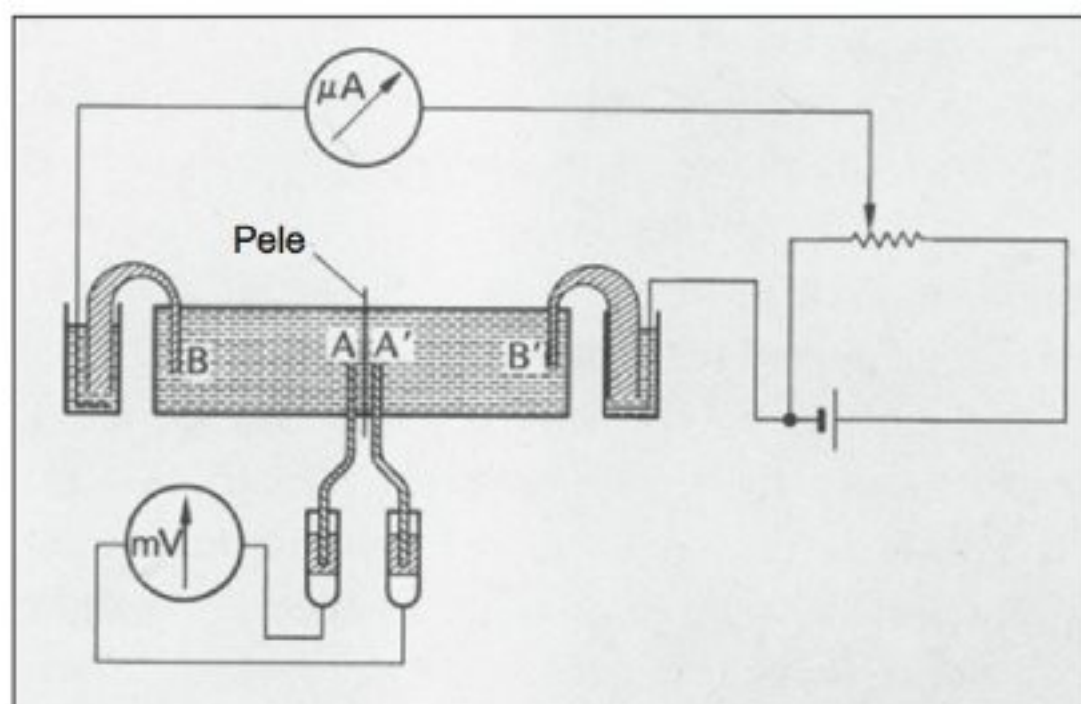


Fig. 8.9 Montagem usada para a determinação do transporte de sódio em um fragmento isolado de pele de rã. A pele separa dois compartimentos, contendo solução de Ringer, e o transporte de sódio na pele produzirá um potencial ou voltagem através da pele. Se uma corrente externa for aplicada na direção oposta ao potencial produzido pelo transporte de sódio, essa corrente, quando ajustada para criar uma voltagem zero através da pele, será uma medida direta do transporte de sódio pela pele. A e A' indicam pontes de ágar que fazem as conexões das soluções com os eletrodos de calomelano; B e B' são pontes de ágar que propiciam ligações elétricas com a fonte externa de voltagem (Ussing e Zerahn, 1951).

Anfíbios

A maior parte dos anfíbios é aquática ou semiaquática. Os ovos são lançados na água e as larvas são animais aquáticos de respiração branquial. No momento da metamorfose, muitos anfíbios (mas não todos) passam a ter respiração pulmonar. Algumas salamandras conservam as brânquias e permanecem totalmente aquáticas quando adultas; por outro lado, a maioria das rãs torna-se terrestre, apesar de habitualmente estarem nas cercanias de água ou habitat úmido.

Algumas rãs atípicas, à vontade em habitats muito secos e altamente resistentes à perda d'água por evaporação têm sido, recentemente, estudadas na África e na América do Sul e suas características fisiológicas bastante incomuns encontram-se descritas mais adiante neste capítulo.

Anfíbios de água doce

Com respeito à regulação osmótica, os anfíbios são bastante semelhantes aos peixes teleósteos. Praticamente, todos os anfíbios são animais de água doce,

e no adulto, a pele serve como o principal órgão de osmorregulação. Quando o animal está na água, há um influxo osmótico de água, que é novamente excretada como uma urina altamente diluída. Entretanto, existe uma certa perda de solutos pela urina e pele. Essa perda é equilibrada pela captação ativa de sal a partir do meio altamente diluído. O mecanismo de transporte está localizado na pele do adulto e a pele da rã tornou-se um modelo bem conhecido para os estudos do transporte ativo de íons.

Fragmentos de pele de rã podem ser facilmente removidos e usados como uma membrana que separa dois compartimentos, que podem ser preenchidos com fluidos de várias concentrações. Pela análise das alterações nos dois compartimentos, pode ser estudado o funcionamento do transporte através da pele (Fig. 8.9). Tais fragmentos isolados de pele resistem por muitas horas. Essa montagem para estudar os processos ativos de transporte foi originalmente proposta pelo fisiologista dinamarquês Hans Ussing e é conhecida como a câmara de Ussing.

Quando a pele de rã na câmara de Ussing separa duas soluções salinas* de composição idêntica, é estabelecida rapidamente uma diferença de potencial de cerca de 50 mV, entre a face interna e externa da pele. A face interna é positiva e, portanto, tem sido postulado que o potencial é causado por um transporte ativo para dentro do íon sódio positivo. Quando a diferença de potencial é estabelecida, o íon cloro atravessa a pele por difusão, acelerado pelo campo elétrico. Uma vasta quantidade de evidências foi acumulada para indicar que essa interpretação é correta. O fato de que o transporte é ativo fica evidente pelo potencial desenvolvido e pelo fato de que os inibidores metabólicos (p. ex., cianeto) impedem a formação de um potencial e inibem o transporte.

Pela aplicação de um potencial externo através da pele, igual ao potencial do sódio, porém em sentido oposto, o potencial através da pele pode ser reduzido a zero. A corrente necessária para manter o potencial em zero deve

* A solução salina deve ter o mesmo pH e concentração osmótica do sangue e aproximadamente as mesmas concentrações dos principais íons, Na^+ , K^+ , Ca^{2+} e Cl^- . Essa solução salina balanceada é denominada de solução de Ringer, nome do fisiologista britânico que descobriu que a sobrevivência do coração isolado da rã dependia de proporções balanceadas desses íons.

ser igual à corrente gerada pelo transporte de sódio pela pele. A corrente, denominada corrente de curto-circuito, é, portanto, uma medida direta do transporte de sódio para dentro. Esse método tornou-se um instrumento extremamente valioso para a medida do transporte ativo de íons em muitos outros sistemas. Ele também foi usado para demonstrar que o transporte de íons nas brânquias dos peixes, como mencionado anteriormente, depende de um transporte ativo de cloro.

Uma rã de água salgada

As rãs e as salamandras encontram-se geralmente restritas à água doce e morrem em algumas horas se colocadas em água do mar. Há uma exceção, a rã comedora de caranguejo (*Rana cancrivora*) do sudeste da Ásia. Essa pequena rã, de aparência comum, vive em mangues pantanosos do litoral, onde nada e busca seu alimento em água do mar com concentração máxima.

Se uma rã em água do mar tiver que manter as concentrações salinas características relativamente baixas dos vertebrados, haverá duas formas possíveis para solucionar o problema. Uma estratégia (a usada pelos teleósteos marinhos) é contrapor a perda osmótica de água e compensar a difusão de sal, para dentro, através da pele. A outra estratégia (dos elasmobrânquios marinhos) é reter uréia e fazer com que os fluidos corpóreos fiquem em equilíbrio com o meio, eliminando dessa maneira o problema de perda d'água. A rã de água salgada empregou a estratégia dos elasmobrânquios de adicionar uma grande quantidade de uréia aos fluidos corpóreos, que podem conter até 480 mmol de uréia por litro (Gordon e col., 1961).

Parece razoável que a rã de água salgada utilize essa solução. A pele dos anfíbios é relativamente permeável à água e, por esse motivo, é mais simples evitar a perda d'água, mantendo uma concentração osmótica igual a do meio. Para eliminar a perda d'água exclusivamente pelo aumento das concentrações salinas internas, a rã necessitaria ter uma tolerância ao sal, singular para os vertebrados (exceto o peixe-bruxa). Se fosse para usar a estratégia dos teleósteos e continuar hiposmótica, o equilíbrio salino seria ainda mais prejudicado pela necessidade de ingestão de água do meio.

Uma rã comedora de caranguejo, quando colocada em água do mar, não se torna completamente isosmótica em relação ao meio; como os tubarões,

permanece ligeiramente hiperosmótica. O resultado é um lento influxo osmótico de água, que é conveniente, pois proporciona a água necessária para a formação de urina, certamente mais vantajoso que obter água pela ingestão de água do mar, que inevitavelmente aumenta a captação de sal.

Na rã comedora de caranguejo, como nos elasmobrânquios, a uréia é um importante constituinte osmótico e não meramente um produto da excreção. Além da sua importância osmótica, a uréia é necessária para a contração muscular normal, que apresenta uma rápida deterioração na ausência desse composto (Thesleff e Schmidt-Nielsen, 1962).

Como a uréia é essencial à vida normal do animal, ela deve ser retida e não excretada na urina. Em tubarões, a uréia é retida pela reabsorção ativa nos túbulos renais (ver Cap. 9). Na rã comedora de caranguejo, entretanto, a retenção de uréia é obtida especialmente pela redução do volume urinário quando a rã está na água do mar. Parece que a uréia não é reabsorvida ativamente, pois sua concentração na urina permanece consistentemente um pouco mais elevada que a do plasma (Schmidt-Nielsen e Lee, 1962).

Os girinos da rã comedora de caranguejo têm uma tolerância às altas salinidades ainda maior que os adultos. O padrão de regulação osmótica deles, não obstante, é similar ao dos peixes teleósteos e, conseqüentemente, difere do padrão dos elasmobrânquios adotado pelas rãs adultas (Gordon e Tucker, 1965).

Embora tanto o girino quanto a rã adulta comedora de caranguejo sejam extremamente tolerantes à água do mar, essa rã não é independente da água doce, pois a fertilização dos ovos e a metamorfose dependem de uma concentração salina relativamente baixa na água. Devido às chuvas torrenciais freqüentes nos trópicos, rapidamente se formam reservatórios temporários de água doce próximos ao litoral e, portanto, a desova pode ocorrer em água diluída. O girino é altamente tolerante ao sal, mas a metamorfose é retardada enquanto a salinidade permanecer elevada, e a rã passa por esse estágio crítico apenas depois que a água for diluída pelas fortes chuvas.

Apesar de a rã comedora de caranguejos depender da água doce para a reprodução, sua tolerância à água do mar permite a exploração de um rico ambiente litorâneo tropical que está fechado a todos os outros anfíbios.

O AMBIENTE TERRESTRE

A maior vantagem fisiológica da vida terrestre é o fácil acesso ao oxigênio; a maior ameaça à vida terrestre é o perigo da desidratação. A evolução em larga escala da vida terrestre foi bem-sucedida em apenas dois filos animais, artrópodos e vertebrados, os quais vivem e desenvolvem-se em alguns dos mais áridos e quentes habitats existentes. Além disso, alguns caracóis desenvolvem-se na terra e são verdadeiramente terrestres, e alguns até mesmo vivem em desertos.

O risco de desidratação é evidentemente uma importante barreira à vida terrestre, pois muitos animais “terrestres”, exceto os dos filos mencionados anteriormente, dependem da seleção de habitats úmidos adequados e são terrestres apenas no sentido técnico da palavra. Uma minhoca, por exemplo, é altamente dependente de ambientes úmidos e rapidamente morre por dessecação se exposta à atmosfera por qualquer espaço de tempo. Ela tem pouca resistência à perda d’água, depende do comportamento e procura microhabitats onde o ar e os arredores sejam úmidos. Outros exemplos são rãs e caracóis, que podem ser agrupados como animais de pele úmida que apresentam uma alta taxa de evaporação.

Entretanto, antes de discutirmos os animais, devemos conhecer alguma coisa sobre os fatores físicos que influenciam a evaporação. A seguir, serão abordados alguns dos animais terrestres de pele úmida que são extremamente dependentes da água de seus ambientes e, em seguida, os artrópodos e vertebrados terrestres.

Evaporação

É sabido que a evaporação a partir de uma superfície de água livre aumenta com a temperatura e que a evaporação ocorre mais rapidamente em uma atmosfera seca que sob condições úmidas. A fim de entender como ocorre a evaporação das superfícies animais, é necessário ter um conceito mais preciso sobre as leis físicas que regem a velocidade de transferência de água da fase líquida para a gasosa.

A pressão de vapor d’água sobre uma superfície de água livre aumenta rapidamente com a temperatura (Fig. 8.10). Geralmente, à temperatura corpórea de mamíferos (38°C), a pressão de vapor d’água (50 mmHg)

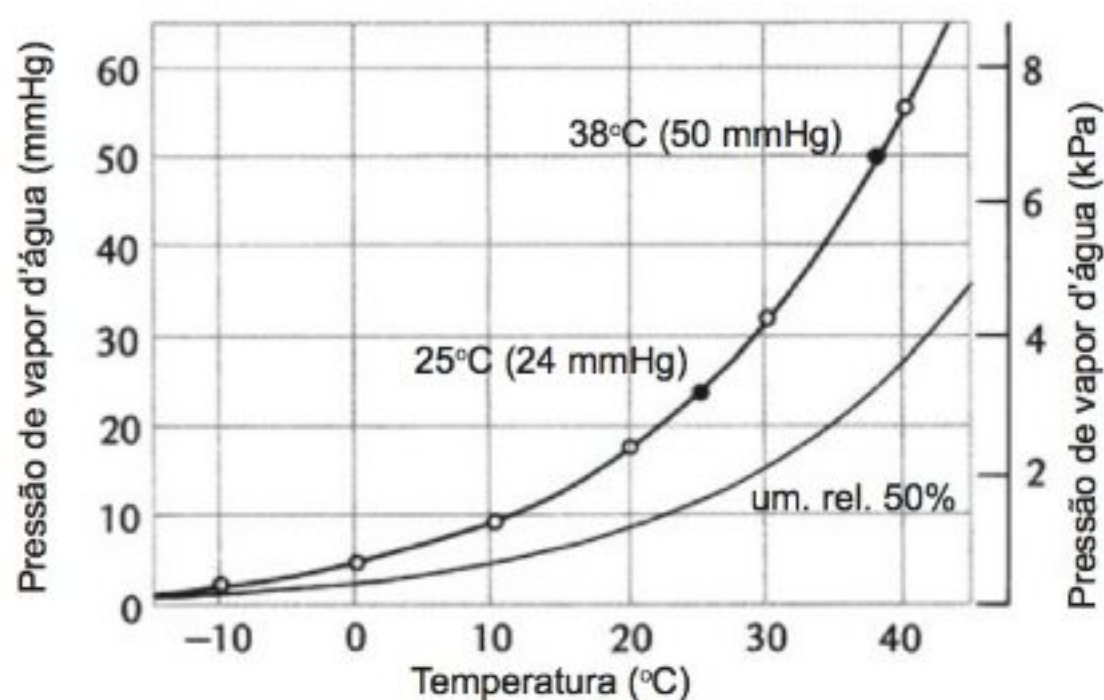


Fig. 8.10 A pressão de vapor d’água sobre uma superfície de água livre aumenta rapidamente com a temperatura (círculos vazios, reta contínua). À temperatura corpórea dos mamíferos (38°C), ela é, a grosso modo, o dobro do valor à temperatura ambiental (25°C), e a temperaturas maiores, a elevação é progressivamente mais acentuada.

é de aproximadamente o dobro daquela à temperatura ambiental de 25°C (24 mmHg) e mais de 10 vezes o valor da pressão no ponto de congelamento (4,6 mmHg).

Se o ar já contiver um pouco de vapor d’água, será menor a diferença entre a pressão de vapor na superfície da água fluida e no ar, e a força motriz, para que o vapor d’água se difunda da camada estacionária saturada na superfície da água para o ar, será correspondentemente menor.

Como uma aproximação grosseira da medida dessa força motriz para a evaporação, muitos pesquisadores têm utilizado o *déficit de saturação* ou a *diferença de pressão de vapor*. A diferença de pressão de vapor é expressa como a diferença entre a pressão de vapor sobre uma superfície de água livre, à temperatura em questão, e a pressão de vapor d’água no ar. Se a umidade relativa do ar for 50%, a diferença de vapor aumentará com a temperatura, como demonstrado pela diferença entre as duas curvas na figura 8.10.

A diferença de pressão de vapor tem sido útil em muitos estudos ecológicos de plantas e animais, porém, do ponto de vista teórico é inadequada, pois a diferença de pressão de vapor não é apenas um fator físico que

determina a taxa de evaporação. (Ramsay, 1935) Para se ter uma idéia, o movimento de ar causado pela convecção forçada ou espontânea altera de forma acentuada a taxa de evaporação.

Um outro fator importante, sob certas circunstâncias, é a perda de calor e o resfriamento da superfície na qual ocorre a evaporação. A superfície evaporativa pode, portanto, ser mais fria que outras partes do sistema. A diferença de temperatura é dependente da taxa de evaporação, assim como da transferência de calor de outras partes, um parâmetro que é geralmente difícil de medir. Além disso, a taxa de difusão do vapor d'água no ar aumenta com o decréscimo da pressão barométrica. Embora cada variável seja uma função complexa que, por sua vez, influencia todas as outras, a modelagem matemática pode proporcionar uma análise satisfatória das trocas de água em um ambiente terrestre (Tracy, 1976).

Para animais sob condições naturais, a magnitude do movimento de ar é uma das mais importantes variáveis. Se houver vento (e na natureza, virtualmente, o ar nunca está completamente imóvel), a camada de ar próxima à superfície será rapidamente renovada e a evaporação aumentará, o que é sentido como um efeito resfriador quando a pele estiver em contato com o ar em movimento, a partir do vento ou de um ventilador.

O resfriamento de uma superfície causado pela evaporação também resulta em uma alteração na densidade do ar contíguo, produzindo correntes de convecção. O grau de tal convecção é diferente em superfícies horizontais e verticais e, como consequência, sob condições físicas idênticas, a evaporação a partir de uma superfície úmida varia com a orientação dessa superfície. Por fim, a evaporação também depende da curvatura da superfície.

Em virtude dessas complexidades, é difícil descrever com exatidão as variáveis que regem a taxa de evaporação. A diferença de pressão de vapor continua sendo a aproximação mais prática que se tem, e a expressão de uma determinada taxa de evaporação relativa à diferença de pressão de vapor constitui uma boa base para comparações. Todavia, deve-se perceber que os resultados a partir de animais de vários tamanhos e formas, obtidos sob condições aparentemente semelhantes, não fornecem uma base precisa para comparação e, em especial, não podem ser diretamente comparados

à evaporação a partir de uma superfície horizontal de água líquida livre.

ANIMAIS DE PELE ÚMIDA

Consideramos dois casos extremos. A partir de uma superfície úmida de um animal, a evaporação é intensa e a taxa de perda d'água é determinada essencialmente pela transferência do vapor d'água para o ar circundante (difusão favorecida pela convecção). No caso oposto (p. ex., a epiderme ressecada dos insetos), a maior resistência à evaporação é a superfície em si, e qualquer alteração na permeabilidade da barreira influencia enormemente a taxa de evaporação. Nesse caso, as variações na diferença da pressão de vapor, convecção, e assim por diante, são de menor importância, e em algumas situações, podem ser desprezadas. Os dois casos podem ser descritos como um *sistema limitado pelo vapor*, no qual a resistência à evaporação encontra-se no transporte de água no ar, e um *sistema limitado pela membrana*, no qual a membrana é a principal barreira à evaporação da água (Beament, 1961).

Minhocas

Uma minhoca mantida em contato com o ar seco rapidamente perde peso devido à evaporação. A taxa de perda d'água (Tab. 8.8) é bastante alta e em ar seco, a minhoca logo morre. Se uma minhoca parcialmente desidratada for colocada em um tubo em forma de "U" coberto com água, porém, com a boca e o ânus acima da superfície da água, ela irá absorver água. Sua pele é bastante permeável em ambos os sentidos.

Um estudo mais minucioso revelará que a minhoca comporta-se de maneira bem semelhante a um animal típico de água doce. Se for colocada em soluções salinas com diferentes concentrações, seus fluidos corpóreos permanecerão hipertônicos em relação ao meio (Fig. 8.11), entretanto, a urina continuará hipotônica em relação aos fluidos corpóreos; também nesse particular, a minhoca se assemelha a um animal típico de água doce.

Essas relações osmóticas demonstram que, em relação ao equilíbrio hídrico, a minhoca é realmente mais um animal de água doce que um animal verdadeiramente

Tabela 8.8 Evaporação de água da superfície do corpo de vários animais à temperatura ambiental. Os dados indicam ordens de grandeza; os números exatos variam com as condições experimentais. Todos os dados referem-se a microgramas de água evaporada por hora, de uma superfície corpórea de 1 cm², a uma diferença de pressão de vapor de 1 mmHg (0,13 kPa) (Schmidt-Nielsen, 1969).

Minhoca	400
Rã	300
Salamandra	600
Caracol de jardim ativo	870
Caracol de jardim inativo	39
Homem (sem transpiração)	48
Rato	46
Iguana	10
Larva da farinha	6

terrestre. Ela cava túneis no solo, onde o ar é totalmente saturado, ficando em contato com partículas do solo recobertas por uma fina película de água livre. Uma minhoca não consegue viver em solos completamente secos, onde se desidrata de forma rápida e morre.

Rãs e outros anfíbios

Uma rã, mesmo quando encontrada sobre o solo, possui uma pele fria e úmida. A taxa de evaporação da pele da rã é semelhante à da minhoca (Tab. 8.8) e a diferença de duas vezes entre a rã e a salamandra não é, por razões explicadas anteriormente, significativa. Para ambas, a taxa de evaporação é da mesma ordem de grandeza que a evaporação numa superfície de água livre e a pele dos anfíbios não parece representar uma barreira significativa à evaporação.

Conseqüentemente, os anfíbios adultos, que são terrestres e respiram o ar, geralmente vivem próximos à água e em habitats úmidos, onde a evaporação é pequena. Quando entram na água, exibem um compor-

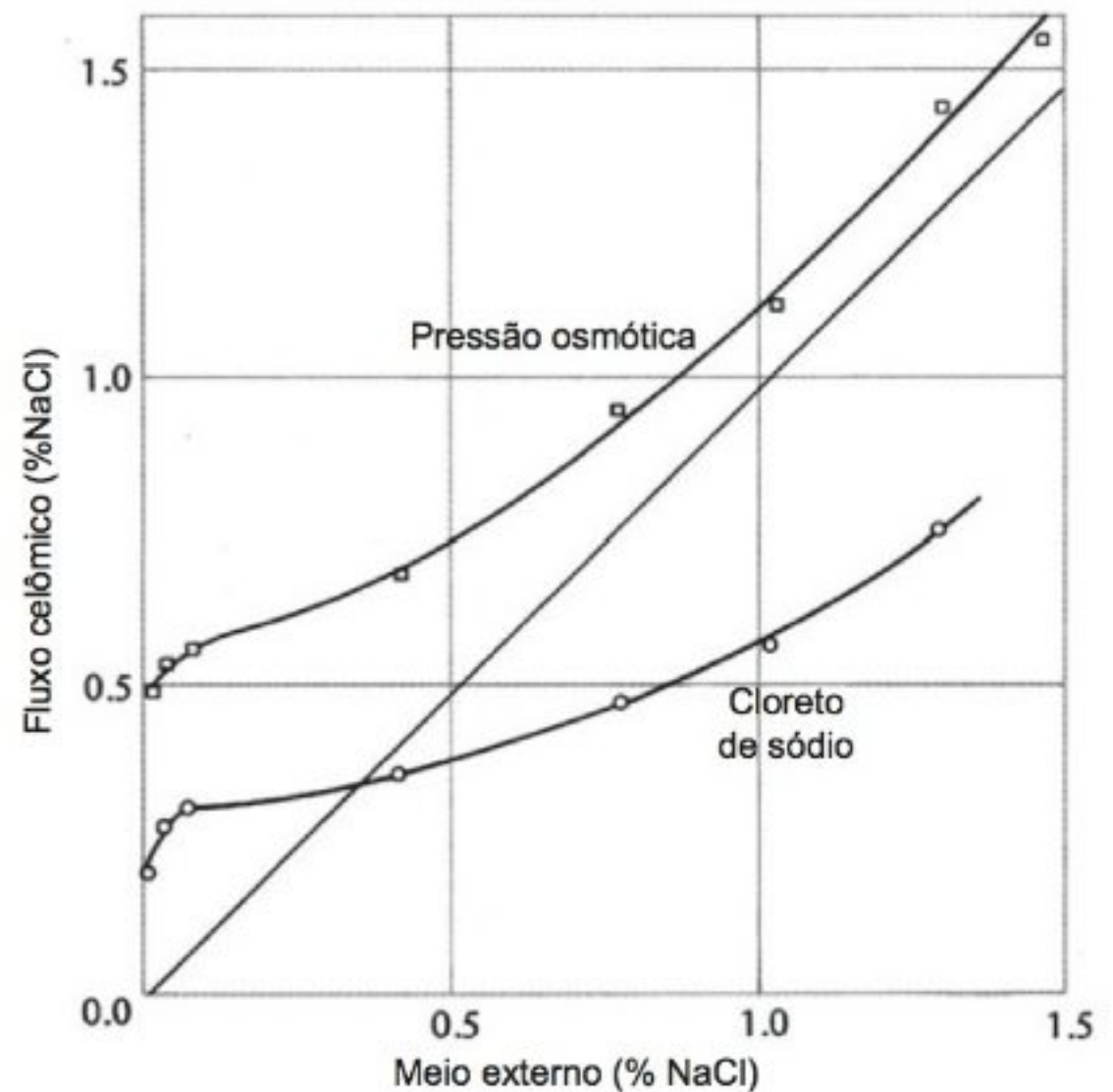


Fig. 8.11 A minhoca, quando colocada em soluções de cloreto de sódio, com diferentes concentrações, comporta-se como um típico osmorregulador de água doce, permanecendo hiperosmótica em relação ao meio em todas as concentrações; mais ainda em concentrações mais baixas (Ramsay, 1949).

tamento osmótico parecido aos dos animais típicos de água doce.

Sabendo-se que os anfíbios têm pele úmida e estão vinculados à proximidade de água livre, parece paradoxal que alguns vivam com sucesso em desertos. Várias espécies de rãs são encontradas no interior árido e seco da Austrália. Esses animais abrigam-se em tocas no solo com vários metros de profundidade, onde passam o verão em estado de estivação, durante os períodos prolongados de seca. Como a reprodução ocorre na água, podem procriar apenas após uma precipitação atmosférica, que propicia um suprimento abundante, mas temporário, de água.

Quando chove, essas rãs saem de suas tocas, recuperam seu conteúdo de água e depositam seus ovos, que se desenvolvem em girinos com excepcional rapidez, os quais, por sua vez, sofrem metamorfose antes dos reservatórios secarem. Quando as rãs entram novamente em estado de estivação no verão, suas bexigas urinárias estão repletas de urina diluída, que é de importância considerável para o equilíbrio hídrico delas, e algumas

conseguem armazenar até 30% de seu peso corporal bruto. A urina é extremamente diluída e tem uma concentração osmótica correspondente a menos de 0,1% de NaCl. Ela é a principal reserva de água, sendo gradualmente depletada durante o período de estivação no verão (Ruibal, 1962).

Tem sido relatado que os aborígenes australianos utilizam a rã do deserto (*Chiroleptes*) como fonte de água potável, pois a rã fica tão distendida com a urina diluída, que parece “uma bolinha de tênis”. Após o animal usar a reserva de água da bexiga, a desidratação subsequente resulta em um aumento das concentrações no corpo, ocorrendo uma desidratação progressiva do sangue e tecidos.

A situação para as rãs que permanecem no fundo de suas tocas durante os períodos de seca é semelhante à descrita para os peixes pulmonados, que também entram em estivação no solo durante a seca. Quando o lago seca, o peixe pulmonado penetra na lama, onde permanece em um casulo ressecado, com um canal respiratório em comunicação com a superfície endurecida. Ele consegue sobreviver nessa condição por vários anos e para manter sua taxa metabólica mínima, utiliza gradualmente as proteínas do corpo. Não há água disponível para a excreção da uréia formada no metabolismo protéico e a concentração de uréia nos fluidos corpóreos pode chegar a 500 mmol por litro (Smith, 1959).

A taxa de evaporação da pele de um anfíbio do deserto é menor que a dos outros anfíbios? Quando as determinações são realizadas sob condições similares, incluindo temperatura e umidade atmosférica, as diferenças nas taxas de evaporação parecem ser mínimas, não sendo suficientes para explicar as grandes variações de habitat. Tem sido admitido que as rãs perdem água mais rapidamente que os sapos, que possuem uma pele mais espessa e mais cornificada, mas isso não parece ser verdade (Bentley, 1966). Portanto, a resistência à evaporação cutânea não parece ser um fator fundamental na adaptação dos anfíbios à vida terrestre.

Existem, entretanto, algumas exceções surpreendentes. A rã sul-africana *Chiromantis* não depende de um meio úmido para evitar a desidratação rápida. Quando colocada em ar seco, perde água por evaporação a uma taxa que é uma pequena fração da taxa observada em outras rãs; de fato, sua taxa de perda d'água é semelhante à dos répteis (Fig. 8.12).

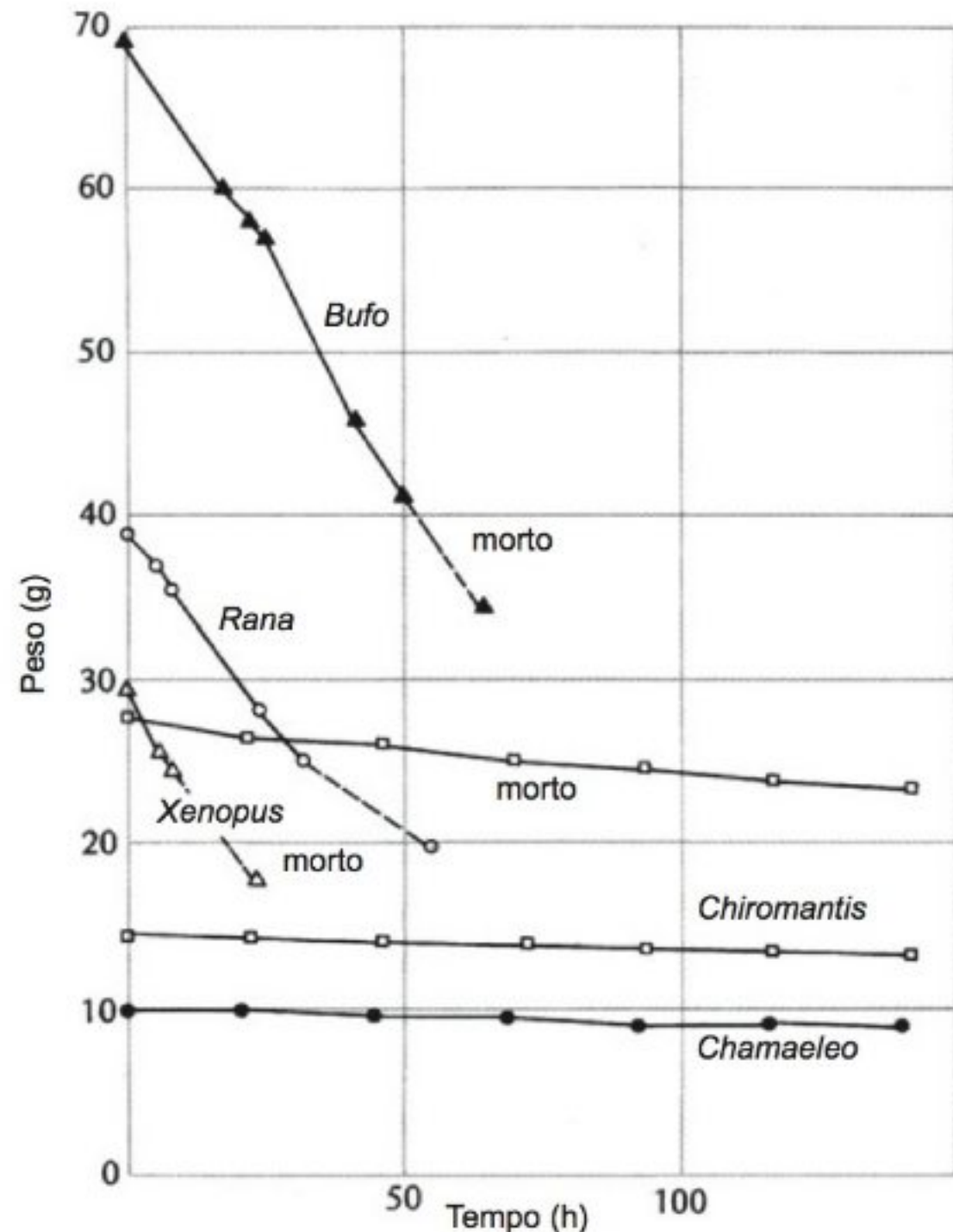


Fig. 8.12 Quando mantida a 25°C e umidade relativa entre 20 e 30%, a rã *Chiromantis* perde água por evaporação a uma taxa muito baixa, de modo similar ao de um réptil (*Chamaeleo*). Após 6 dias em contato com o ar, sua perda de peso é apenas de alguns gramas, mas outros anfíbios perdem peso rapidamente. Um sapo (*Bufo*) perde mais de 40% de seu peso corporal e morre em 2 dias, uma rã comum (*Rana*) morre em um dia e o *Xenopus* aquático, em menos de 10 horas (Loveridge, 1970).

Várias rãs do gênero sul-americano *Phyllomedusa* também exibem taxas de evaporação que são apenas cerca da vigésima parte da taxa típica das outras rãs (Schoemaker e McClanahan, 1975). A *Phyllomedusa* possui glândulas especializadas na pele que secretam uma substância cerosa que é, aparentemente, à prova d'água. Essa cera faz com que a superfície da pele fique hidrofóbica, de modo que gotículas de água, ao invés de se espalharem pela pele, formam pequenas bolhas (Schoemaker, 1988). A *Chiromantis* não apresenta glândulas secretoras de cera e sua pele deve se impermeabilizar por meio de algum outro mecanismo.

Essas rãs pouco comuns têm outra característica fisiológica completamente diferente das outras rãs. Ao

invés de excretar uréia, como todos os outros anfíbios, excretam ácido úrico, que é característico dos répteis. Isso é importante para o balanço hídrico delas e será discutido mais adiante no capítulo 9, em associação à excreção de nitrogênio.

A constatação, em anfíbios, de características fisiológicas dos répteis ilustra o ponto anteriormente abordado. As características fisiológicas, geralmente, são mais plásticas e adaptáveis ao meio que os aspectos morfológicos e, portanto, não são adequadas para o estabelecimento de relações evolutivas.

Caracóis

Os caracóis e as lesmas possuem peles úmidas e uma elevada evaporação a partir de suas superfícies (Tab. 8.8). As lesmas nuas dependem da umidade de seus habitats e são ativas principalmente após a chuva e à noite, quando a umidade relativa é alta, caso contrário, recolhem-se e permanecem em micro-habitats, onde a umidade é favoravelmente alta. Em contraste, os caracóis portam uma concha impermeável à água, para dentro da qual podem se recolher.

Tem sido sugerido que o *muco* que recobre o caracol forma uma barreira à evaporação, mas isso é difícil de ser compreendido. Quando o muco do caracol é removido do animal, a água evapora do muco isolado a uma taxa praticamente igual a de evaporação da superfície da água livre, até que o muco fique completamente seco. No entanto, essa situação não está inteiramente esclarecida, pois se a superfície de um caracol que se acha tranquilo for tocada levemente, haverá a extrusão de muco recém produzido pelas glândulas mucosas da pele e a taxa de evaporação aumentará (Machin, 1964).

Um caracol terrestre, que se encontra inativo ou em estivação durante o verão, possui uma excelente barreira à perda d'água. Ele se retrai para dentro da concha e recobre a abertura com uma membrana, o epifragma, constituído de muco seco; em alguns casos também contém uma grande quantidade de carbonato de cálcio cristalino.

A taxa extremamente baixa de perda d'água de um caracol inativo dentro da concha e recoberto por um epifragma permite que algumas espécies sobrevivam em regiões desérticas quentes e secas. Um desses caracóis, o *Sphincterochila*, é encontrado em desertos do Oriente Médio. Retraído em sua concha e dormente,

esse caracol pode ser encontrado na superfície do deserto no meio do verão, totalmente exposto ao sol e ao calor. Os caracóis tornam-se ativos após as chuvas de inverno, de novembro a março, quando se alimentam e se reproduzem.

Durante a longa estação seca, os caracóis permanecem dormentes. A perda d'água de um *Sphincterochila* inativo é menor que 0,5 mg por dia e como um animal contém em torno de 1,5 g de água, ele consegue sobreviver por muitos anos sem apresentar desidratação severa. Na realidade, o caracol propriamente dito (sem incluir a concha calcárea) contém mais de 80% de água. Esse alto conteúdo de água é conservado, mesmo durante os períodos mais quentes e secos do ano, o que demonstra que nesses caracóis não ocorre uma depleção gradual das suas reservas hídricas. Eles solucionaram o problema ao apresentar uma peculiar baixa perda d'água enquanto estão dormentes (Schmidt-Nielsen e col., 1971).

ARTRÓPODES

Os animais terrestres mais bem adaptados são os artrópodes, que compreendem os insetos, crustáceos e uma variedade de outros animais caracterizados por um exoesqueleto rígido e articulado. Os insetos são de longe os animais mais numerosos em relação ao número de espécies, pois foram descritas aproximadamente um milhão de diferentes espécies.

Os insetos e os aracnídeos (aranhas, carrapatos, ácaros, escorpiões, etc.) são fundamentalmente terrestres, muito bem adaptados à vida na terra e à respiração aérea. Apenas um pequeno número invadiu secundariamente a água doce, não sendo quase observadas formas marinhas nessas duas classes. Duas outras classes de artrópodes são terrestres: os milípedes (Diplópodes) e os centípedos (Quilópodes). Em contraste, a maioria dos crustáceos é aquática, como os Xifosuros, representados pelo fóssil vivo *Limulus*.

Crustáceos

Embora a maioria dos crustáceos seja aquática, um número considerável, incluindo alguns decápodes (caranguejos e lagostins), é terrestre, ao ponto de se afogarem quando mantidos submersos. Entretanto, ficam em grande parte restritos a habitats úmidos e próximos

da água. Por outro lado, alguns isópodes, notadamente os tatuzinhos e bichos-de-conta, são totalmente terrestres e alguns poucos vivem até mesmo em desertos quentes e áridos.

Os caranguejos são comuns nas zonas do estirâncio e nos trópicos muitos vivem de forma permanente acima do limite da maré alta. Todavia, são dependentes de um habitat úmido e geralmente possuem tocas, onde há uma poça de água no fundo. Em espécies que são mais terrestres, a independência da água é quase que completa, mas os caranguejos retornam à água para desovar.

Os caranguejos terrestres e semi-terrestres são, de um modo geral, excelentes osmorreguladores e, dependendo das condições e da necessidade, conseguem executar de forma eficaz tanto a hiper como a hiporregulação. Um aspecto interessante de alguns caranguejos terrestres (*Cardiosoma* e *Gecarcinus*) é a capacidade de captar água a partir de areia ou de um substrato úmido, ainda que na ausência de quantidade visível de água livre. Dessa maneira, conseguem sobreviver por muitos meses, sem ter acesso direto à água (Gross e col., 1966; Bliss, 1966).

O espia-maré, *Ocypode quadrata*, que é geralmente observado em praias arenosas, necessita de freqüentes imersões na água do mar. De modo similar, o camarão-maré, *Uca*, que é encontrado ao longo dos litorais de mares tropicais e em regiões temperadas, cavam tocas profundas na praia, próximas ou logo acima da marca da maré alta, porém, dependem de retornos freqüentes à água.

Os isópodes terrestres comuns, conhecidos como tatuzinhos ou bichos-de-conta, são principalmente encontrados em habitats úmidos, bem longe da exposição ao ar. Permanecem escondidos durante o dia e se movimentam à noite, quando a umidade relativa é maior. Esses crustáceos são completamente independentes da água livre para a reprodução; são portanto, verdadeiramente terrestres.

Embora os bichos-de-conta na maioria das vezes vivam em micro-habitats com umidade elevada, ficam algumas vezes expostos ao ar mais seco. Logo, perdem água por evaporação e essa água deve ser repostada. Normalmente, os bichos-de-conta alimentam-se de material vegetal úmido em decomposição, que é provavelmente sua fonte normal de água. Entretanto, verificou-se que vários isópodes conseguem captar água livre por ingestão

e também pelo ânus. Quando mantidos em uma placa porosa de gesso úmida, conseguem até mesmo absorver água dessa superfície.

Comparada à de um inseto, a epiderme de um isópode é relativamente permeável à água. A razão principal para essa diferença parece ser que a epiderme do inseto é recoberta por uma fina camada de cera, que reduz enormemente a perda d'água. As tentativas para demonstrar a existência de uma camada de cera nos isópodos não obtiveram sucesso (Edney, 1954).

Pode parecer estranho encontrar um crustáceo terrestre em um deserto, porém um bicho-de-conta, *Hemilepistus*, é bastante comum em regiões desérticas. Esses animais ainda respiram por meio de brânquias e sobrevivem escavando orifícios verticais estreitos, de cerca de 30 cm de profundidade, onde passam o período quente do ano. As medidas de temperatura e umidade revelam que seus esconderijos permanecem muito mais frios que a superfície desértica, e o mais importante, a umidade relativa é elevada, em torno de 95%. A epiderme do *Hemilepistus* é um pouco menos permeável à água que a de outros bichos-de-conta, mas a principal adaptação do animal à vida no deserto parece ser comportamental.

Insetos e aracnídeos

Se os números indicam êxito, os insetos são, indubitavelmente, os animais mais bem-sucedidos sobre o globo terrestre. Há mais espécies de insetos que de todos os outros animais combinados, e além disso, muitas espécies de insetos são extremamente numerosas. Vivem em quase todos habitats imagináveis em terra e em água doce; parece apenas estarem relativamente ausentes em regiões polares e em oceanos. Aridez, condições desérticas e falta de água livre parecem não constituir uma barreira a esses animais.

As traças que vivem em roupas de lã, ou besouros de farinha que completam seus ciclos de vida, do ovo ao adulto, em farinha seca, vivem, crescem e se desenvolvem na ausência de água livre no meio. No entanto, como os insetos adultos consistem de mais de dois terços de água, esses animais precisam ter uma capacidade extraordinária para reter água e reduzir as perdas.

Por existirem semelhanças consideráveis entre insetos e aracnídeos, essas duas classes serão discutidas conjuntamente.

Balanço hídrico: ganhos e perdas

Para um organismo manter o balanço hídrico, toda perda d'água precisa, durante um período, ser equilibrada por um ganho idêntico de água. Os componentes do balanço hídrico são:

Perda d'água

- Evaporação
 - da superfície do corpo
 - de órgãos respiratórios
- Fezes
- Urina
- Outros (secreções especializadas)

Ganho de água

- Ingestão
- Absorção através da superfície do corpo
 - da água
 - do ar
- Água em alimentos
- Água de oxidação (água metabólica)

A manutenção do balanço hídrico pode ocorrer em situações nas quais há excesso ou escassez de água. Conseqüentemente, os mecanismos fisiológicos devem ser capazes de enfrentar essas duas situações.

Por exemplo, um inseto de água doce pode engolir grande quantidade de água com o alimento e também receber um influxo osmótico de água. O excesso de água deve ser eliminado, uma função normalmente realizada pelo órgão renal ou rim, que por sua vez produz uma grande quantidade de urina diluída. Por outro lado, um inseto terrestre que vive em um habitat seco, tem um consumo bastante limitado de água, e todas as perdas devem ser reduzidas a um nível tal que a soma, com o decorrer do tempo, não exceda o ganho total.

Qualquer organismo pode tolerar uma certa variação em seu conteúdo hídrico, e alguns são mais tolerantes. Os mamíferos, por exemplo, podem habitualmente suportar uma perda de 10% da água existente no corpo, embora fiquem em condição precária; uma perda de 15 ou 20% é provavelmente fatal para a maioria. Muitos organismos inferiores conseguem suportar perdas maiores; algumas rãs, por exemplo, conseguem tolerar a perda de 40% da água existente no corpo, mas bem poucos

animais conseguem suportar a perda de metade de sua água corporal.*

Quando o conteúdo de água de um animal é expresso como a porcentagem de seu peso corpóreo, os resultados nem sempre são fáceis de serem interpretados. Por exemplo, o conteúdo de gordura dos animais varia muito e os tecidos adiposos possuem um pequeno conteúdo de água, cerca de 10% ou menos. Um animal que armazena uma grande quantidade de gordura, portanto, terá conteúdo hídrico total percentualmente menor que um animal magro, no qual os músculos e órgãos internos apresentam exatamente o mesmo grau de hidratação. Se o conteúdo de água for expresso em relação à massa tecidual não-adiposa, os números serão, em geral, muito menos variáveis. A desvantagem é que esse método requer uma estimativa do conteúdo de gordura e, por esse motivo, torna-se muito mais complicado.

Por outro lado, o hábito de expressar o conteúdo hídrico como porcentagem do peso corpóreo tende a causar equívocos, que são mais bem explicados a seguir.

Considere um inseto que inicialmente contém 75% de água. Se perder exatamente metade de toda a água de seu corpo, terá 60% de água. O resultado pode parecer surpreendente, mas uma análise da figura 8.13 demonstra que ele está aritmeticamente correto.

À primeira vista, uma redução no conteúdo hídrico de 75 a 60% não parece excessivo, embora, na realidade, tenha sido perdida metade de toda a água do corpo. O efeito enganoso, às vezes observado nos valores percentuais, pode ser evitado pela expressão dos resultados em unidades absolutas. Se um inseto, no exemplo acima, pesasse 100 mg, conteria inicialmente 75 mg de água, e após a desidratação, 37,5 mg de água. Fica imediata-

* Existem dois métodos para a determinação de toda a água existente no corpo. O conteúdo hídrico pode ser obtido com a morte do animal, secagem total de seu corpo (p. ex., em um forno) e pela determinação da perda de peso. Se esse método destrutivo for empregado, alguns indivíduos serão utilizados para o estabelecimento de um valor normal ou de base, outros, para experimentação. Um método não destrutivo é a técnica de diluição isotópica, na qual um volume de água marcada com um isótopo (deutério ou trítio) é injetado no animal. Após a distribuição uniforme da água marcada por toda a água do corpo, uma amostra de sangue, ou de outro fluido corpóreo é coletada e é determinada a concentração do marcador. É então simples calcular o volume de água no qual o marcador isotópico se distribuiu. O método permite que sejam feitas determinações repetidas no mesmo animal.

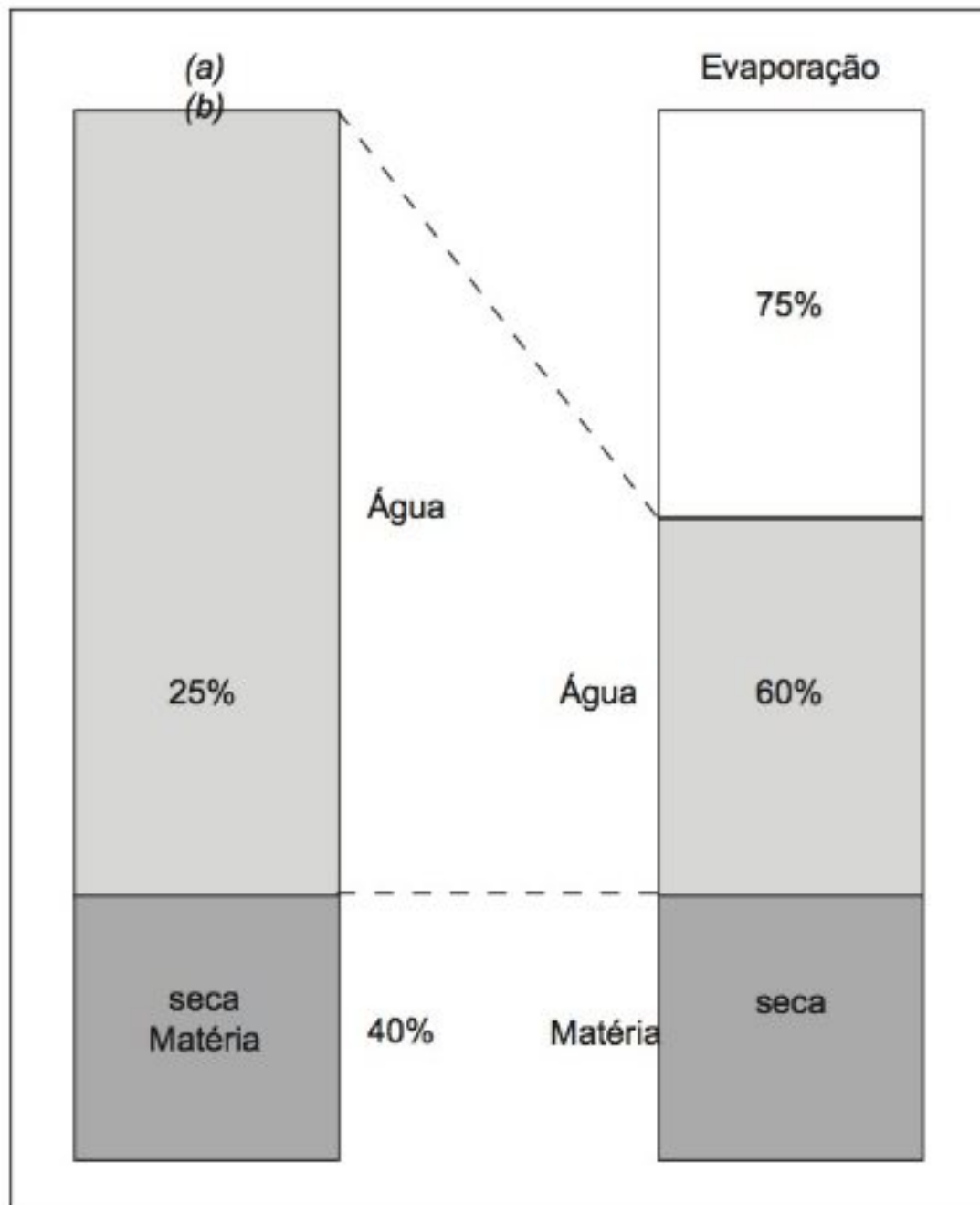


Fig. 8.13 Diagrama para ilustrar como pode ser enganoso expressar o conteúdo hídrico do corpo como porcentagem do peso corpóreo. Se um animal originariamente possuir um conteúdo hídrico de 75% de seu peso corpóreo (a) e perder exatamente metade de sua água corpórea, o conteúdo hídrico do animal desidratado será 60% do seu peso corpóreo (b). Dessa maneira, a perda de água, que na realidade é muito grave, parece não ser muito grande.

mente evidente que metade de seu conteúdo hídrico foi perdido.

Perda d'água: evaporação

A evaporação ocorre tanto junto aos órgãos respiratórios como junto à superfície geral do corpo, mas, com frequência, é difícil de determinar essas duas variáveis separadamente.

Os órgãos respiratórios dos insetos e vertebrados diferem muito em sua estrutura e função. O revestimento dos pulmões dos vertebrados está sempre umedecido e o ar respiratório saturado de vapor d'água, fazendo

com que a perda d'água do trato respiratório seja considerável. Entretanto, os órgãos respiratórios dos insetos consistem de tubos revestidos com quitina e somente os ramos mais delgados são relativamente permeáveis à água. No entanto, para os insetos, a perda d'água do sistema respiratório é importante e o meio possível de reduzir essa perda foi discutido na seção a respeito da respiração dos insetos, no capítulo 1.

A superfície geral do corpo de um inseto é recoberta por uma epiderme rígida e seca, sendo enganoso supor que essa epiderme seja completamente impermeável à água. Ela não o é. Há diferenças enormes na evaporação entre as espécies que normalmente vivem em ambientes úmidos e as que vivem em meios completamente secos (Tab. 8.9).

A evaporação das larvas aquáticas da mosca do pântano, quando em contato com o ar, é de igual magnitude à evaporação de um animal de pele úmida (ver Tab. 8.8), significando que a epiderme não é essencialmente uma barreira à evaporação. Por outro lado, em insetos que vivem em habitats muito secos, a permeabilidade da epiderme pode ser inferior à de outros animais sobre os quais se têm informação.

A epiderme dos insetos é um órgão altamente complexo que consiste de várias camadas. A quitina rígida, por si só, não é especialmente impermeável à água, mas a resistência à evaporação é devida à fina *camada de cera*. Se essa camada for raspada com abrasivos (p. ex., partículas de alumina), a evaporação aumentará muito e os insetos, que antes conseguiam viver em material muito seco, como grãos armazenados, morrerão de desidratação (Wigglesworth, 1945). Tal fato é de interesse prático, pois os abrasivos têm sido utilizados como inseticidas atóxicos, que posteriormente podem ser separados dos grãos, com relativa facilidade, devido às diferenças de densidade. Não apenas partículas afiadas, mas também materiais, como poeira seca de argila, têm um efeito similar, presumivelmente porque também alteram o arranjo estrutural da camada de cera.

A evaporação da epiderme dos insetos aumenta com a elevação da temperatura. O aumento é muito maior que a elevação da pressão de vapor d'água e parece relacionado às alterações físicas na camada de cera.

Para os artrópodes, a camada de cera não é um pré-requisito universal para uma vida terrestre bem-sucedida. Foi mencionado acima que muitos isópodes

Tabela 8.9 Evaporação de água da superfície do corpo de insetos e aracnídeos. Não foi incluída a perda d'água dos órgãos respiratórios. Todos os dados são fornecidos em microgramas de água evaporada por hora, a partir de uma superfície corpórea de 1 cm², a uma diferença de pressão de vapor de 1 mmHg (0,13 kPa) (Schmidt-Nielsen, 1969).

Larva da mosca do pântano (<i>Bibio</i>)	900
Barata (<i>Periplaneta</i>)	49
Gafanhoto do deserto (<i>Schistocerca</i>)	22
Mosca tsé-tsé (<i>Glossina</i>)	13
Larva da farinha (<i>Tenebrio</i>)	6
Ácaro da farinha (<i>Acarus</i>)	2
Carrapato (<i>Dermacentor</i>)	0,8

estão adaptados à vida terrestre e alguns até mesmo à vida nos desertos. Não foi encontrada cera sobre suas epidermes e a perda d'água por evaporação está diretamente relacionada à diferença de pressão de vapor na atmosfera, mas é independente da temperatura. Nos insetos, ao contrário, a evaporação varia com a temperatura, mesmo que a diferença de pressão de vapor seja mantida constante.

Perda de água nas fezes e urina

Os insetos eliminam fezes e urina através da mesma abertura, o ânus. A urina é formada pelos túbulos de Malpighi que se abrem na porção posterior do intestino. A urina líquida, assim como o material fecal do intestino, passam para o reto, onde ocorre a reabsorção de água. Esse assunto será discutido com mais detalhes no capítulo 9.

Armazenagem de escreta

Se os produtos da excreção, ao invés de serem eliminados na urina, forem retidos no organismo, não haverá gasto de água para excretá-los. Como o ácido úrico é um composto altamente insolúvel, sua retenção no corpo é na realidade uma solução possível para o problema de “excreção”, e a deposição de ácido úrico em várias partes do corpo dos insetos parece ser uma característica normal. Por exemplo, em várias espécies de baratas, até 10% do peso seco total do corpo pode ser ácido úrico.

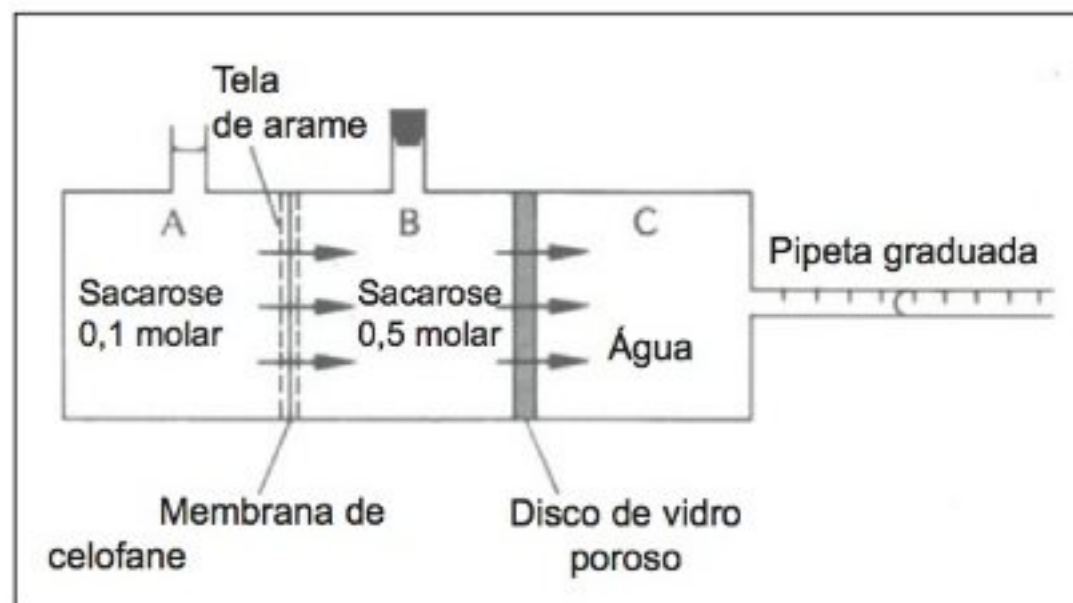


Fig. 8.14 Modelo de Curran para demonstrar a transferência de água, contra um gradiente osmótico, entre os compartimentos A e C. Durante os experimentos, a saída do tubo do compartimento B é fechada. Para maiores detalhes, leia o texto (Curran e MacIntosh, 1962).

Muitos insetos armazenam ácido úrico na gordura do corpo, outros, na epiderme. O ácido úrico depositado na epiderme provavelmente nunca mais é mobilizado. Na gordura do corpo, entretanto, a situação pode ser diferente. É possível que esse ácido úrico constitua um armazenamento, ou depósito, a partir do qual o nitrogênio possa ser mobilizado durante períodos de privação de nitrogênio e usado para fins metabólicos. A evidência para tal função ainda é inadequada.

Transporte “ativo” de água

Um inseto que vive em um meio muito seco (p. ex., uma larva da farinha) retira água do conteúdo fecal até que as bolinhas fecais fiquem extremamente ressecadas. Essa retirada de água tem a aparência de um transporte ativo de água, pois a água é transferida de uma alta concentração osmótica no reto para uma menor no sangue.

Entretanto, em virtude da complexidade do reto e das estruturas vizinhas, são aventadas possíveis hipóteses alternativas. De um modo geral, a maior parte do transporte de água, contra um gradiente nos sistemas animais, pode ser explicado por um transporte primário de um soluto, com a água passando passivamente devido às forças osmóticas, como explica a *teoria dos três compartimentos*, proposta por Curran (1960).

A hipótese de Curran pode ser entendida a partir do modelo artificial da figura 8.14, que exhibe um cilindro dividido em três compartimentos. Os compartimentos

A e B estão separados por uma membrana de celofane, que é facilmente permeável à água, mas não à sacarose. Os compartimentos B e C estão separados por um disco poroso de vidro (uma folha de papel de filtro serviria, se houver um suporte mecânico apropriado).

Inicialmente, o compartimento A é preenchido com solução de sacarose 0,1 molar, o compartimento B com solução de sacarose 0,5 molar, e o C, com água destilada. Imediatamente, a solução concentrada em B puxará por osmose água de A e C, porém, se o líquido em B for impedido de expandir, ele fluirá através do disco poroso para o compartimento C. Portanto, o resultado global é um movimento de água de A para C, embora a concentração osmótica em A seja maior que em C. Naturalmente, o movimento de água contra o gradiente osmótico global não continua para sempre, pois as diferenças de concentração diminuem gradualmente e o sistema é interrompido. Entretanto, se de alguma forma for mantida uma alta concentração de soluto no compartimento B, o movimento de água continuará.

O movimento de água através de uma variedade de membranas biológicas pode ser explicado segundo o modelo de Curran. O diagrama da figura 8.15 representa uma célula epitelial típica, que possui invaginações profundas da membrana do lado que fica em contato com o fluido corpóreo. O transporte ativo de sódio estabelece uma concentração osmótica elevada dentro do lúmen da invaginação. Então, devido às forças osmóticas, a água difunde-se para o lúmen e a pressão hidrostática aumentada causa um fluxo de uma grande quantidade de fluido, através da abertura, para dentro do líquido tecidual, resultando em um movimento global de água do lúmen externo para o fluido tecidual. Esse transporte de água, que pode ser contra um gradiente osmótico global, do exterior da célula para o fluido tecidual, depende do transporte ativo de sódio como força motriz primária.

O transporte, como explicado por esse mecanismo, pode ser uma maneira comum de movimentar água. Espaços intra ou intercelulares longos e estreitos são característicos de muitos epitélios e há evidências experimentais que dão suporte à hipótese (Diamond e Bossert, 1967).

A reabsorção de água do reto dos insetos tem sido estudada em baratas e os resultados estão de acordo com a hipótese dos três compartimentos. Amostras de fluidos, tão pequenas quanto 0,1 nl ($0,0001 \text{ mm}^3$), foram coleta-

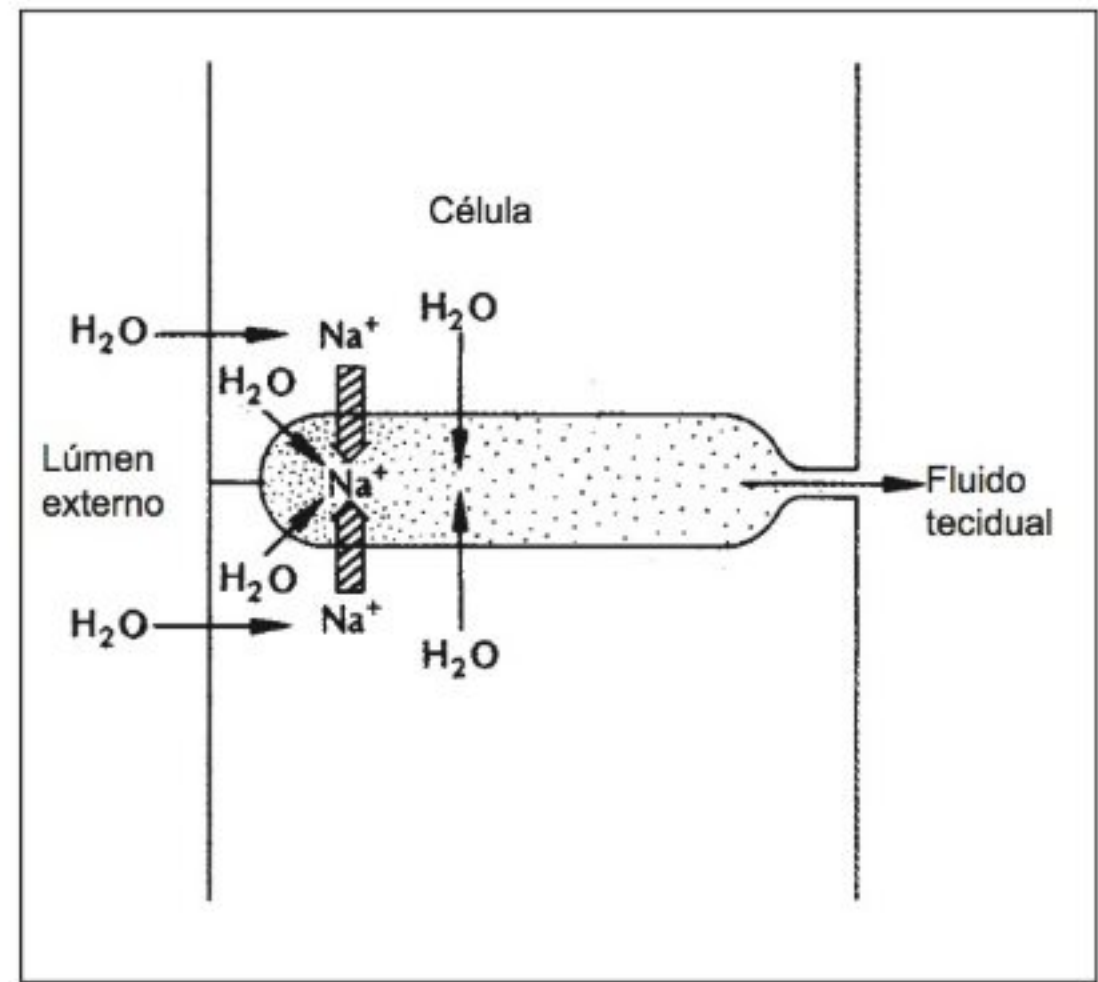


Fig. 8.15 Modelo com três compartimentos para o transporte de água em uma célula epitelial. As setas indicam transporte ativo de Na^+ e a área pontilhada corresponde ao compartimento B da figura 8.14.

das do enchimento retal. Esse fluido é mais concentrado que o do lúmen retal, enquanto o sangue é menos concentrado. Assim, o fluido corresponde ao compartimento B no modelo de Curran (Wall e Oschman, 1970).

Ganho de água: ingestão

A forma mais evidente de captação de água é a ingestão de água livre, que, naturalmente, encontra-se disponível para todos os insetos de água doce e para aqueles que se acham sob muitas outras circunstâncias, como quando há orvalho ou chuva. Para a maioria dos insetos, entretanto, a água livre encontra-se disponível apenas intermitentemente e a intervalos irregulares, e muitos vivem em habitats secos, onde nunca há água livre disponível e eles necessitam obtê-la de outro local.

Água no alimento

Os insetos que se alimentam de vegetais podem obter grandes quantidades de água, pois o material vegetal fresco tem um alto conteúdo de água. Frutas suculentas, folhas e outros podem conter mais de 90% de água, mas mesmo o vegetal mais seco contém um pouco de

Tabela 8.10 Quantidade de água formada na oxidação de vários substratos (Schmidt-Nielsen, 1964).

Gênero alimentício	Água formada (g H ₂ O g ⁻¹ alimento)	Valor da energia metabólica		Água formada	
		(kcal g ⁻¹)	(kJ g ⁻¹)	(g H ₂ O kcal ⁻¹)	(g H ₂ O kJ ⁻¹)
Amido	0,56	4,2	17,6	0,13	0,032
Lipídio	1,07	9,4	39,3	0,11	0,027
Proteína (excreção de uréia)	0,39	4,3	18,0	0,09	0,021
Proteína (excreção de ácido úrico)	0,50	4,4	18,4	0,11	0,027

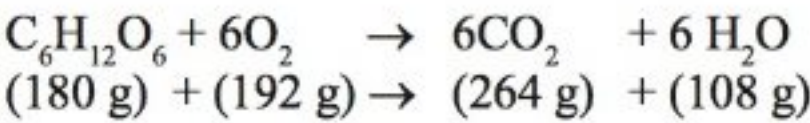
água livre. Grãos e sementes secos, farinha, lã e outras substâncias, que aparentemente são completamente secas, e a partir das quais os insetos conseguem subsistir, crescer e reproduzir-se, podem conter em torno de 5 a 10% de água livre.

Quando a água é abundante no alimento, o problema é a eliminação do excesso. Essa é a função normal do rim, que produz urina diluída em grande quantidade. Sob condições secas, ao contrário, o objetivo é eliminar os produtos da excreção com um mínimo de água e produzir urina, a mais concentrada que o mecanismo renal é capaz de produzir.

Água de oxidação

Para os animais que vivem sob condições áridas, o ganho hídrico mais significativo é a partir da água formada pela oxidação de materiais orgânicos, que pode ser denominada de *água de oxidação*, mas o termo *água metabólica* também é comum.

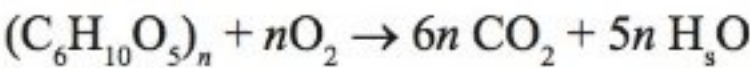
É do conhecimento geral que a água é formada quando ocorre a combustão de materiais orgânicos; podemos ver condensação de água do lado externo de um frasco colocado sobre uma chama de gás, ou o gotejamento de água de um cano de exaustão de um carro nu-ma manhã fria. Para a glicose, a reação de oxidação é:



Na reação global, a água pode ser considerada como sendo formada pela oxidação do hidrogênio. Na oxidação do alimento, a quantidade de água depende da quantidade de hidrogênio presente nos substratos em questão. A partir da equação anterior, pode-se calcular

com rapidez que 1 g de glicose produz 0,60 g de água, e nenhuma manobra fisiológica consegue obter mais água que a indicada pela equação.

No metabolismo de outros carboidratos, como polissacarídeos e amido, ligeiramente menos água é formada, por causa do menor conteúdo de hidrogênio desses materiais. A oxidação do amido, por exemplo, é a seguinte:



Neste caso, a quantidade de água formada na oxidação é 0,56 g de água por grama de amido metabolizado (Tab. 8.10).

A oxidação de lipídios fornece mais água de oxidação que a obtida dos carboidratos, em torno de 1,07 g de água por grama de lipídio, um valor que varia ligeiramente com a composição do lipídio e o grau de saturação dos ácidos graxos. Conseqüentemente, cerca de duas vezes mais água é formada na oxidação de lipídios que na do amido. Sob certos aspectos, entretanto, esse número é enganoso, pois o lipídio fornece mais energia por grama (9,4 kcal contra 4,2 kcal para o amido).

Para uma dada taxa metabólica, um animal, então, utiliza menos da metade da quantidade de lipídio, com uma redução correspondente na produção de água de oxidação. A quantidade de água de oxidação formada, relativa a uma dada taxa metabólica é, portanto, ligeiramente mais vantajosa para o amido que para o lipídio. Isso é apresentado na última coluna da tabela 8.10, que relaciona a quantidade de água formada em relação ao valor energético do alimento.

O metabolismo protéico é um pouco mais complexo, pois o nitrogênio contido na proteína libera excretas

que contêm um pouco de hidrogênio, que é excretado e não oxidado até a formação de água. A quantidade de água de oxidação depende da natureza do produto final do metabolismo protéico. Se for a uréia, a quantidade de água de oxidação formada será 0,39 g por grama de proteína; se o produto final for o ácido úrico, que é comum em insetos, a quantidade de água de oxidação formada será maior.

A uréia (CH_4ON_2) contém dois átomos de hidrogênio por átomo de nitrogênio; o ácido úrico ($\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$) contém apenas um hidrogênio por átomo de nitrogênio, ou seja, somente a metade. Isso aumenta a produção de água de oxidação para 0,50 g de água por grama de proteína, quando o ácido úrico é o produto final. Para fornecer uma contagem precisa da quantidade de água de oxidação, devemos, portanto, conhecer não somente a quantidade exata e a composição dos substratos, mas também a natureza do produto metabólico final do metabolismo protéico. Isso é importante apenas se uma contagem muito precisa for necessária, pois a diferença na água de oxidação formada para os vários substratos é relativamente pequena (Tab. 8.10).

Captação de água através da superfície do corpo

Nos insetos aquáticos, a captação de água através da superfície do corpo é idêntica à de outros animais de água doce: a maior concentração osmótica dos solutos nos fluidos corpóreos causa um influxo osmótico de água. Para os insetos aquáticos, o problema é eliminar o excesso de água, e como foi mencionado acima, isso é em geral feito pelo rim ou órgão excretor equivalente.

Nos insetos terrestres, entretanto, a situação é diferente, porque muitas vezes há escassez de água. Um fenômeno muito interessante foi observado em alguns insetos terrestres e aracnídeos: eles são capazes de absorver vapor d'água diretamente do ar atmosférico.

Quando inicialmente relatada, essa observação foi recebida com considerável dúvida, pois é extremamente difícil admitir um mecanismo plausível para a captação de água diretamente do ar. Os primeiros relatos foram repetidamente confirmados e alguns exemplos bem documentados estão relacionados na tabela 8.11, que também contém informações acerca da umidade relativa mais baixa na qual cada animal consegue realizar tal absorção de vapor d'água. Sabe-se agora que um

Tabela 8.11 Artrópodos que conseguem absorver água do ar atmosférico. A coluna da direita fornece a umidade relativa limite, abaixo da qual o ganho de água não é mais possível.

Animal	Umidade relativa limitante (%)
Carrapato (<i>Ornithodoros</i>)	94
Carrapato (<i>Ixodes</i>)	92
Bicho-de-conta (<i>Tenebrio</i>)	90
Ácaro (<i>Echinolaelaps</i>)	90
Barata do deserto (<i>Arenivaga</i>)	83
Gafanhoto (<i>Chortophaga</i>)	82
Ácaro da farinha (<i>Acarus</i>)	70
Pulga (<i>Xenopsylla</i>)	50
Tisanuro (<i>Thermobia</i>)	45

total de mais de 60 espécies de insetos, aracnídeos e isópodes conseguem captar a água do ar não saturado e mais espécies serão, indubitavelmente, adicionadas a este grupo (Hadley, 1994).

As características do mecanismo de captação podem ser melhor descritas com o auxílio de um exemplo, a barata do deserto *Arenivaga*. Ela capta água da atmosfera apenas depois de estar parcialmente desidratada. Se for colocada em uma atmosfera muito seca, até que 10% do seu peso corpóreo tenha sido perdido, a captação de água começará quando o animal for transferido para uma umidade relativa acima de 83%. A captação continuará até que o animal fique completamente reidratado, cessando a seguir (isto é, o processo de absorção é regulado com precisão, segundo a necessidade de água).

A figura 8.16 mostra a perda de peso, devido à perda d'água, em uma barata do deserto que foi desidratada, quando mantida em ar seco. Quando o animal foi transferido para um local de maior umidade e captou água, ocorreu um subsequente ganho de peso.

Foi visto que a umidade atmosférica, abaixo da qual a captação não ocorre, varia entre as espécies (Tab. 8.11). É curioso que esse limite não é influenciado pela

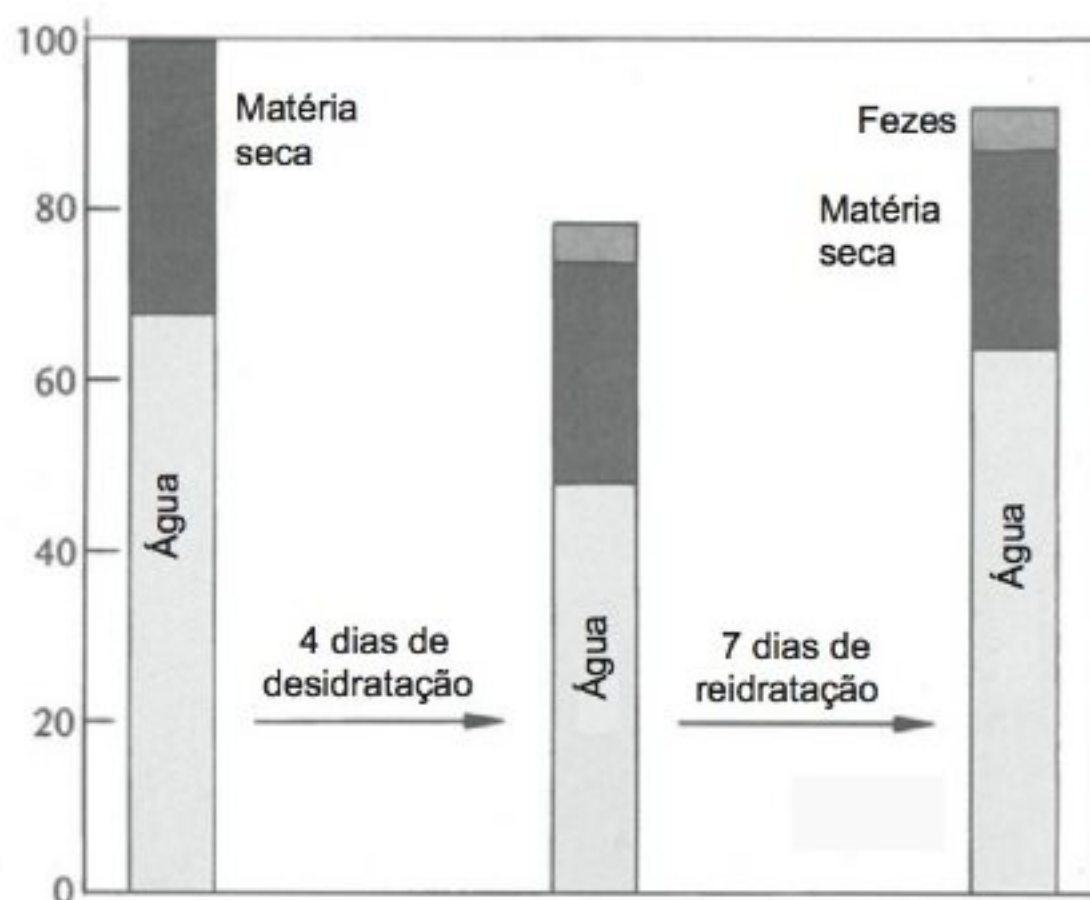


Fig. 8.16 Proporções relativas de água e matéria seca na barata do deserto *Arenivaga*, antes e após a desidratação no ar seco, e após subsequente reidratação pela absorção de vapor d'água do ar, a uma umidade relativa de 95%. Os animais que inicialmente pesavam cerca de 250 mg não foram alimentados durante o experimento e, portanto, perderam matéria seca. Como resultado, a porcentagem de água foi maior ao final do experimento (73,2%) que no início (67,2%). A ordenada indica todas as medidas, em relação ao peso inicial, normalizadas em 100% (Edney, 1966).

temperatura, embora a taxa de captação seja alterada (Fig. 8.17). Por esse motivo, o limite para a captação é determinado pela umidade relativa, e não pela diferença de pressão de vapor; ou seja, o processo parece ser semelhante a um efeito higroscópico.

A localização anatômica para a captação de vapor d'água é difícil de ser estabelecida. Poderia parecer simples determinar se o sistema respiratório estivesse envolvido, pois é relativamente fácil vedar as aberturas das traquéias com cera. Em alguns insetos, tais vedações interrompem a absorção de água, mas no carrapato *Ixodes*, a captação ainda continua após os espiráculos terem sido ocluídos. Nos animais nos quais ocorre a cessação da tomada de água, isso poderia ser explicado como um efeito secundário da vedação do sistema respiratório, pois ao impedir a tomada de oxigênio, a anoxia resultante também causa a interrupção da captação de vapor d'água. As muitas ambigüidades são, em parte, atribuíveis ao tamanho muito diminuto de alguns dos animais experimentais (o ácaro da poeira doméstica pesa 0,01 mg).

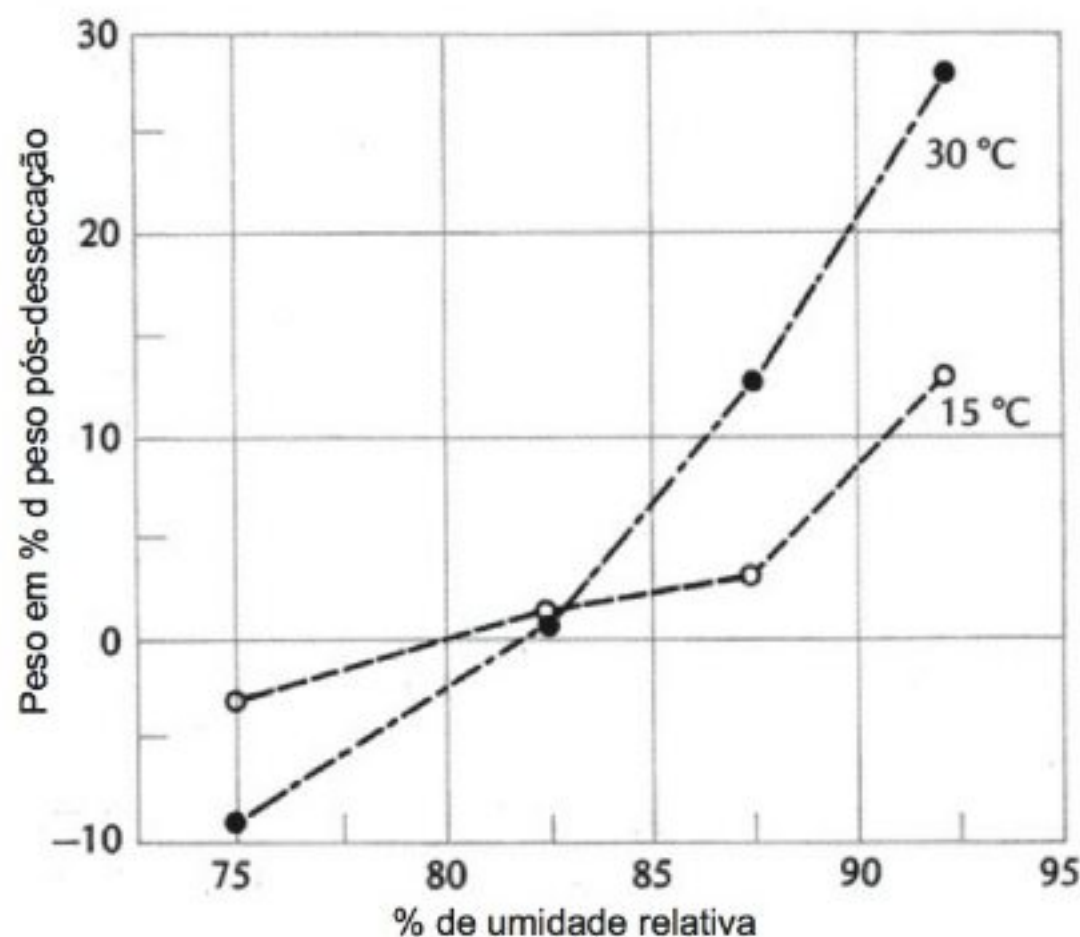


Fig. 8.17 Baratas do deserto que foram parcialmente desidratadas captam água do ar, contanto que a umidade relativa exceda cerca de 83%. A taxa de captação é maior a temperaturas mais elevadas. Entretanto, o limite inferior para a captação, 83%, permanece o mesmo a diferentes temperaturas (Edney, 1966).

As informações agora disponíveis indicam que a captação de vapor é limitada a dois locais, a porção retal do intestino posterior de alguns animais, ou a região da boca em outros (exceto nos isópodes, onde a captação ocorre na região abaixo dos apêndices abdominais, chamados pleópodes [Wright e O'Donnell, 1992]). A captação retal ocorre, por exemplo, no verme da farinha e na traça; a captação oral se dá por exemplo nos carrapatos, ácaros e na barata do deserto, *Arenivaga*.

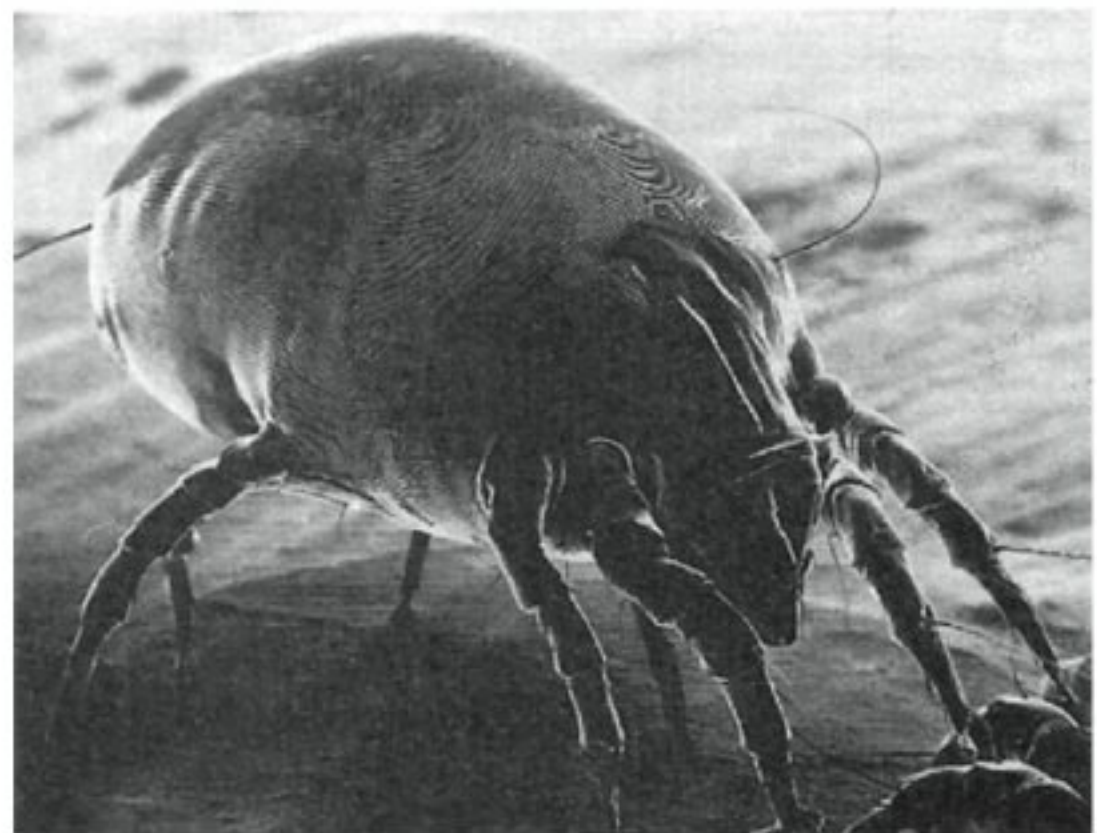
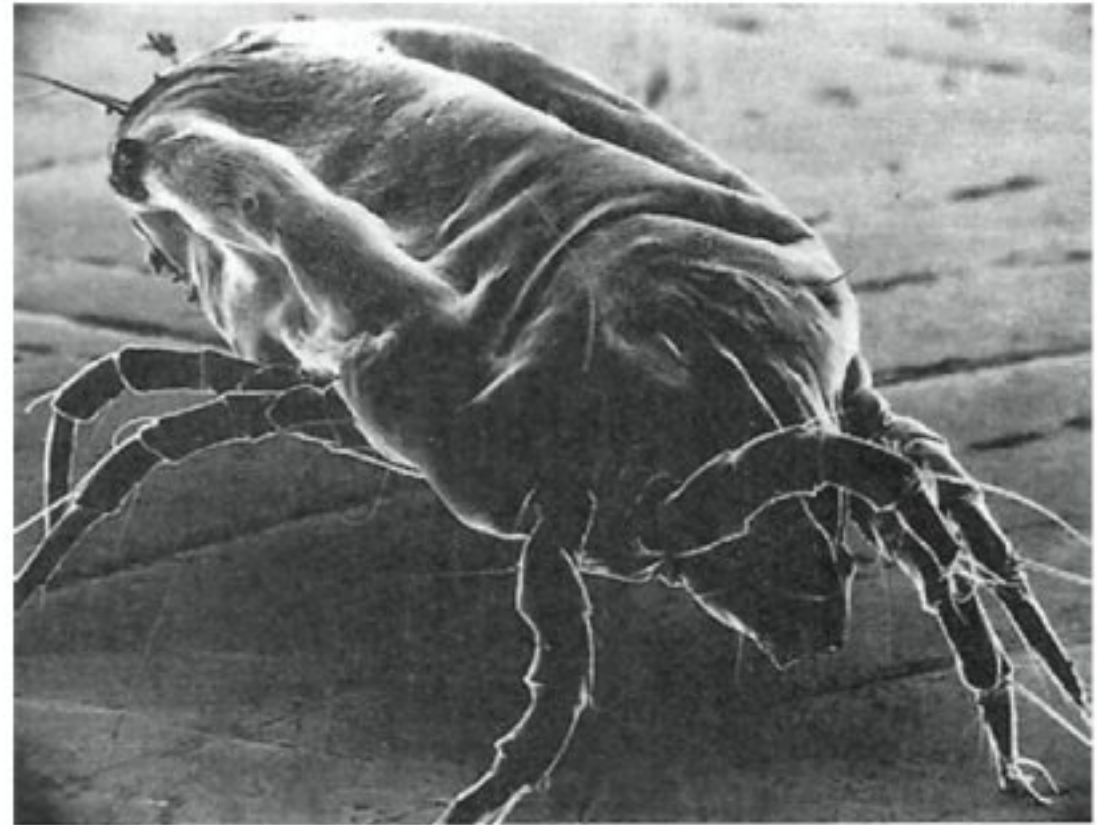
As estruturas morfológicas distintamente diferentes associadas à capacidade de absorver o vapor d'água sugerem que esta característica desenvolveu-se separadamente em muitos artrópodes diferentes, mas tem sido difícil explicar o verdadeiro mecanismo de transporte de água. Uma sugestão improvável é que os microgradientes de temperatura dentro do animal pudessem levar à condensação de vapor d'água. Esta explicação parece menos plausível, já que os experimentos em laboratório são conduzidos sob condições de temperatura constante e é difícil constatar que um inseto pequeno possa, de alguma forma, adquirir uma temperatura consideravelmente

menor do que a do meio. Por exemplo, a uma umidade relativa de 50% (a grosso modo, a menor umidade na qual a captação foi registrada), a temperatura do ar teria de baixar de 23°C para 14°C, para ocorrer condensação. Nenhum mecanismo conhecido pode estabelecer e manter tais diferenças de temperatura em um inseto muito pequeno.

Na barata do deserto *Arenivaga*, o mecanismo é razoavelmente conhecido. Ele é associado a duas estruturas bem definidas, com formato de bolha, na hipofaringe que é protraída e visível durante os períodos de absorção ativa de água. Essas bolhas ou vesículas têm uma superfície higroscópica que absorve água da atmosfera. Um fluido com concentrações do soluto similares às do sangue é secretado nas vesículas. O sal contido no fluido reduz a afinidade da epiderme pela água. Isso permite a liberação de água da cutícula e o fluido diluído é então sugado das vesículas para a boca e ingerido. A superfície da vesícula fica então liberada para absorver mais água; o ciclo de secreção de fluido é repetido, liberando a água absorvida; o fluido é ingerido e assim por diante (O'Donnell, 1982). Uma sequência semelhante de eventos parece explicar o mecanismo de captação de vapor d'água no piolho-de-livro (*Psyllip-socus*) (Rudolph, 1982).

Até agora, estivemos preocupados com o problema de obtenção de água onde ela é escassa ou inexistente. A água não é o único problema dos insetos terrestres, pois eles podem precisar de outras substâncias que nem sempre estão imediatamente disponíveis na sua dieta. Um exemplo é a mariposa *Gluphisia septentrionis*, cujo vegetal que alimenta as suas larvas, o álamo *Populus tremuloides*, contém um teor de sódio substancialmente menor do que a média das árvores (o seu teor de potássio é relativamente alto, como na maioria dos vegetais).

Muitos naturalistas ficaram intrigados pelo grande número de borboletas que, às vezes, se agrupam nas bordas das poças, aparentemente envolvidas em captar água. As mariposas também se envolvem neste comportamento de “coleta de líquidos”, mas não são vistas com tanta frequência, porque são ativas à noite. Na mariposa *Gluphisia* é o macho que se engaja na coleta de líquidos, bebendo avidamente durante horas. Os volumes grandes de água são de novo expelidos por meio de jatos anais que passam em intervalos de alguns



ÁCARO DOMÉSTICO O ácaro doméstico (*Dermatophagoides farinae*) consegue absorver vapor d'água do ar. Em ar muito seco, desidrata-se, porém, se a umidade relativa do ar exceder 70%, poderá captar água diretamente da atmosfera. A fotografia superior mostra um ácaro desidratado que pesa 8 µg (0,008 mg); a fotografia inferior mostra um ácaro após ter aumentado seu peso para 13 µg, por meio da absorção de vapor d'água do ar. O comprimento do animal é cerca de 0,4 a 0,5 mm. (Cortesia de L. G. Arlian, Wright State University, Dayton, Ohio.)

segundos. Volumes enormes de fluido atravessam o intestino da mariposa. Uma *Gluphisia* macho pesa 80 mg e solta jatos que pesam em média 8,2 µl, com uma frequência de 18 jatos por minuto, somando quase o dobro do volume da mariposa a cada minuto. O máximo observado foi uma mariposa que ultrapassou 600 vezes o seu próprio volume em 3,4 horas; se um homem tivesse



MARIPOSA COLETORA DE ÁGUA Uma mariposa macho, a *Gluphisia*, soltando um jato anal durante o seu comportamento de coleção de água. Um único jato contém em média 12% da massa corpórea da mariposa. Enquanto é ejetado forçosamente, o jato se quebra em uma corrente de gotículas que pode chegar a até 40 cm. A função da coleção de água é explicada no texto. (Cortesia de Thomas Eisner e Scott Smedley, Cornell University.)

de passar volumes similares em relação ao seu tamanho, a quantidade ultrapassaria 42.000 litros a uma taxa de 3,8 litros por segundo.

Por que beber tanto? Invariavelmente, há uma captação de sódio do fluido ingerido, independente da mariposa beber água natural ou soluções de laboratório. Por que são principalmente os machos que se envolvem na coleta de líquido? A resposta é que, durante a cópula, os machos transferem a maior parte do sódio seqüestrado para a fêmea. Um macho que adquiriu 17 µg de sódio por coleta de líquido, transfere cerca de 10 µg para a fêmea durante a cópula, que por sua vez transfere grande parte do seu sódio para os ovos. Portanto, a coleta de líquido serve para sanar as necessidades de uma geração futura por sódio, que se desenvolverá a partir de uma fonte de alimentos especialmente deficiente em sódio (Smedley e Eisner, 1995).

VERTEBRADOS TERRESTRES

Répteis

Há quatro ordens principais de répteis. Dessas, os crocodilos estão sempre associados à água. As outras

Tabela 8.12 Evaporação de água da superfície do corpo de répteis entre 23 e 25°C. Todos os dados são fornecidos em microgramas de água evaporada por hora por cm² de área de superfície do corpo a uma diferença de pressão de vapor de 1 mm Hg (0,13 kPa) (Schmidt-Nielsen, 1969).

Caimão (<i>Caiman</i>)	65
Cobra d'água (<i>Natrix</i>)	41
Tartaruga do lago (<i>Pseudemys</i>)	24
Tartaruga (<i>Terrapene</i>)	11
Iguana (<i>Iguana</i>)	10
Cobra (<i>Pituophis</i>)	9
Chuckawalla (<i>Sauromalus</i>)	3
Jabuti do deserto (<i>Gopherus</i>)	3

três – serpentes, lagartos e tartarugas – são consideradas bem adaptadas aos habitats secos, porém, também têm representantes aquáticos e semi-aquáticos. Todos os répteis aquáticos possuem pulmões, respiram o ar e são evidentemente descendentes da linhagem terrestre.

A pele de um réptil é seca e escamosa e tem sido considerada como sendo impermeável à água. Portanto, será examinada a evaporação a partir da pele em vários répteis (Tab. 8.12). Para facilitar a comparação, serão empregadas as mesmas unidades usadas anteriormente

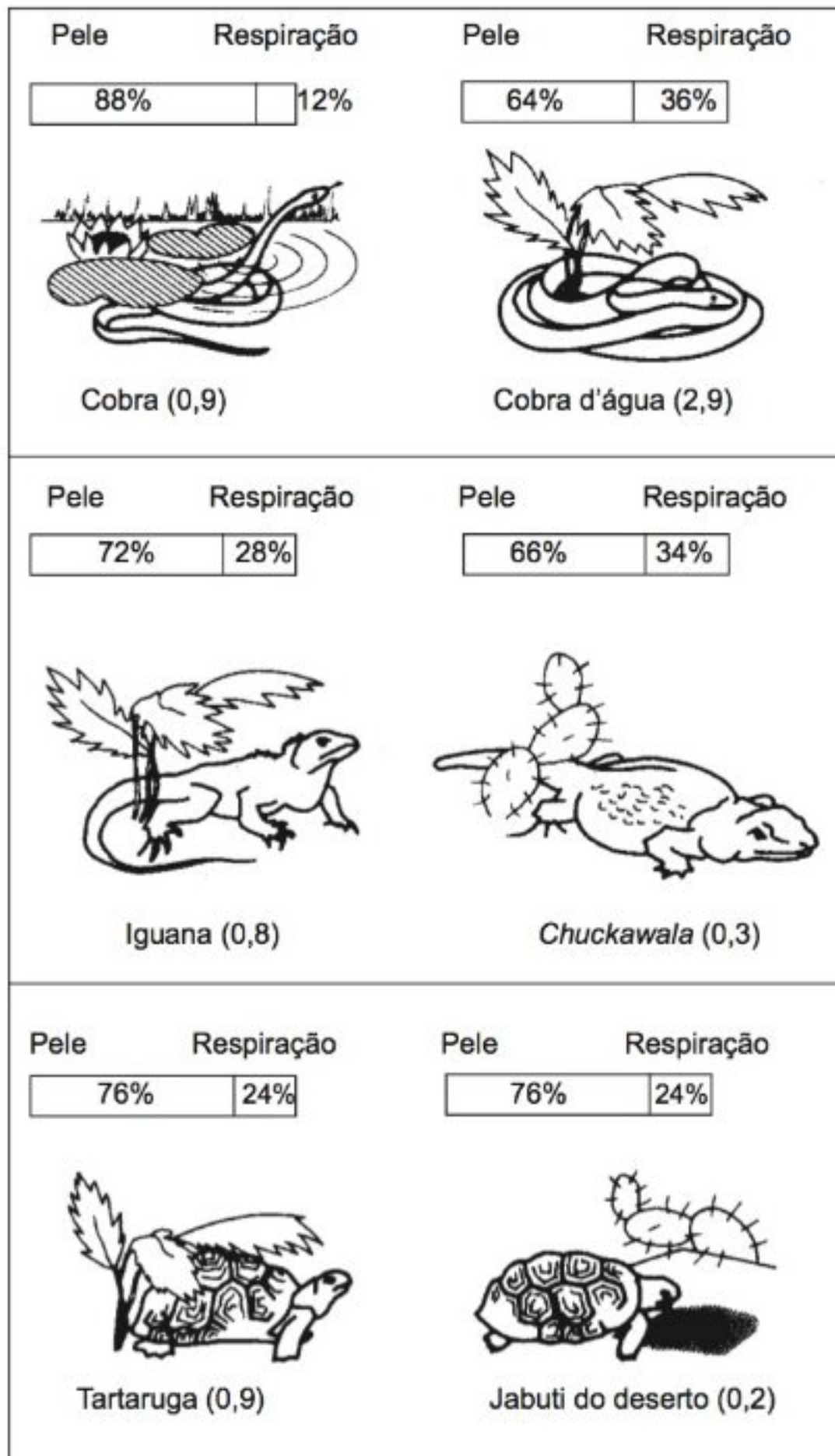


Fig. 8.18 Em répteis, a evaporação da pele seca excede a do trato respiratório, variando nesses animais entre 66 e 88% da evaporação total. Os números entre parênteses, referem-se à evaporação total do animal por dia (da pele e trato respiratório combinados), em gramas de água por 100 g de massa corpórea. A evaporação total está relacionada ao habitat e é mais de 10 vezes superior em uma cobra d'água que em um jabuti do deserto. Todas as observações foram realizadas em ar seco, a 23°C (Schmidt-Nielsen, 1969).

(Tabs. 8.8 e 8.9). Pode-se notar que a evaporação cutânea em um réptil de habitat seco é apenas uma pequena fração da do réptil aquático, e mesmo no réptil aquático

(quando mantido em contato com o ar), a evaporação é de uma grandeza inferior à dos animais de pele úmida, como as rãs (ver Tab. 8.8).

Esperar-se-ia que em um réptil a evaporação a partir do trato respiratório úmido fosse muito maior que a da pele seca, porém, não é isso o que acontece. A contribuição dada pela pele para a evaporação total sempre excede a evaporação respiratória por um fator de 2 ou mais (Fig. 8.18). Quando a cobra d'água *Natrix* é mantida no ar, a pele contribui com aproximadamente 90% da evaporação total. As relações são semelhantes para tartarugas e lagartos. A pele continua sendo, em relação à perda d'água, mais importante que o trato respiratório. Até mesmo no *chuckawalla*, um lagarto do deserto, dois terços da evaporação total é a partir da pele e somente um terço é a partir do trato respiratório.

Existe uma estreita correlação entre a evaporação e o habitat. Quanto mais seco o habitat normal, menor a taxa de evaporação. A evaporação total de uma cascavel do deserto, a evaporação da superfície do corpo mais a respiratória, é menor que 0,5% do seu peso corpóreo por dia e ela poderia provavelmente sobreviver por 2 a 3 meses com essa taxa. Se ficasse em uma toca ou túnel no subsolo, onde a umidade é maior, poderia indubitavelmente permanecer ainda mais tempo.

Além da perda de água pela evaporação, a água é também necessária para a formação de urina. Os répteis excretam principalmente ácido úrico como produto final do metabolismo protéico e como esse composto é altamente insolúvel, é necessário apenas uma pequena quantidade de água para excretá-lo. A relação entre a excreção de nitrogênio e o metabolismo de água será discutida em detalhes no capítulo 9, que trata da excreção e órgãos excretores.

Os répteis marinhos têm um problema especial, pois a água na qual vivem e grande parte do alimento consumido contêm grandes quantidades de sal. Como isso influencia a excreção será discutido mais adiante neste capítulo.

O ganho de água que é necessário para equilibrar as perdas deve ser proveniente das mesmas fontes que para os outros animais: ingestão, alimento e oxidação da água. Não há indícios de que os répteis sejam capazes de obter água pela absorção direta a partir da atmosfera, como o fazem alguns insetos. Portanto, quando não há a possibilidade de ingestão de água, o consumo total



RATO CANGURU Este roedor (*Dipodomys spectabilis*) é comum nos desertos da América do Norte. Ele não ingere água e subsiste principalmente de sementes e outros vegetais secos. Sobrevive como uso econômico da água para a formação de urina e evaporação a partir do trato respiratório, utilizando a água formada nos processos metabólicos de oxidação, como sua principal fonte (K. Schmidt-Nielsen, Duke University).

de água é proveniente do alimento e do metabolismo oxidativo.

Aves e mamíferos

Até o momento, discutimos o balanço hídrico sem levar em consideração os problemas de regulação de temperatura, mas alguns animais, em especial aves e mamíferos, utilizam a água para se manterem resfriados em um ambiente quente. Os seres humanos e outros mamíferos transpiram; os cães e muitos outros mamíferos e aves ofegam; o aumento na evaporação resfria o animal. Esse aspecto do dispêndio de água foi discutido no capítulo 7 e não será abordado novamente.

Os mamíferos do tamanho de roedores são adequados para uma discussão dos aspectos básicos do balanço hídrico, pois não ofegam e não possuem glândulas na pele em número suficiente para ter alguma relevância na

regulação térmica. Isso permite o exame dos inevitáveis componentes básicos do dispêndio de água – evaporação e perdas na urina e fezes – desconsiderando-se a grande e altamente variável quantidade usada na regulação térmica. Pode-se, então, verificar se as fontes existentes suprem as necessidades.

Na maior parte dos desertos, a água livre encontra-se disponível apenas em raras ocasiões de chuva, mas, apesar disso, aves e pequenos roedores vivem em muitos desertos, onde a chuva cai uma vez ao ano ou até com menor frequência. Esses animais necessitam obter toda a água a partir do alimento, pois o orvalho parece ter uma função mínima, pelo menos nos vertebrados superiores. Muitos animais obtêm água em quantidades mais do que suficiente de folhas verdes, talos, frutas, raízes e tubérculos; os animais carnívoros obtêm muita água dos fluidos corpóreos de suas presas, que podem conter de 50 a 80% de água.

Ratos cangurus

Alguns roedores do deserto dependem de alimentos úmidos, mas outros vivem, principalmente, de sementes e outros materiais vegetais secos; portanto, o consumo de água livre é mínimo. Os ratos cangurus e os camundongos de bolso, numerosos nos desertos da América do Norte, são bons exemplos, pois conseguem viver indefinidamente à base de alimentos secos, apesar de nunca beberem água.*

Portanto, uma análise do balanço de água desses animais auxilia esclarecer os mecanismos por meio dos quais um mamífero consegue viver e manter tal equilíbrio, aparentemente sem nenhum consumo de água.

Um rato canguru não é um animal excepcionalmente “seco”, seu corpo contém tanta água quanto o de outros mamíferos (em torno de 66%). Mesmo quando vive com uma dieta somente à base de cevada ou aveia secas, durante semanas ou meses, seu conteúdo de água permanece o mesmo. Ele mantém seu peso corpóreo ou pode até ganhar peso, demonstrando que o animal continua em equilíbrio hídrico, à base de alimentos secos, não dependendo de nenhum tipo de armazenamento de água; em outras palavras, a perda não excede o ganho de água.

Um cálculo do metabolismo hídrico total de um rato canguru é fornecido na tabela 8.13 e refere-se a um período durante o qual ele comeria e metabolizaria 100 g de cevada. Para um desses animais, que pesa cerca de 35 g, essa quantidade de alimento poderia ser consumida em torno de um mês. No entanto, o tempo exato não tem importância, pois o equilíbrio seria exatamente o mesmo, ainda que o animal tivesse uma taxa metabólica maior e a mesma quantidade de alimento para ser consumida, digamos, em duas semanas.

Do lado dos ganhos, observa-se que 54 g de água são formadas pela oxidação do alimento e esse valor pode ser calculado a partir da composição do grão. Utilizando-se as estimativas para a oxidação da água formada pelo metabolismo do amido, proteína e lipídio (como apresentado na tabela 8.10), chega-se aos números listados. O grão também contém uma pequena quantidade de

Tabela 8.13 Metabolismo hídrico total, equilibrando ganhos e perdas, durante um período no qual o rato canguru consome e metaboliza 100 g de cevada (geralmente por volta de 4 semanas). Temperatura do ar a 25°C, umidade relativa a 20% (Schmidt-Nielsen, 1964).

Ganho de água	ml	Perda de água	ml
Água de oxidação	54,0	Urina	13,5
Água absorvida	6,0	Fezes	2,6
		Evaporação	43,9
Ganho de água total	60,0	Perda de água total	60,0

água livre, sendo que a quantidade exata depende da umidade do ar. A uma umidade relativa de 20%, há 6 g de água em 100 g de cevada, contabilizando um total de 60 g do lado dos ganhos, que deve ser suficiente para as necessidades do animal.

Do lado das perdas, verifica-se que aproximadamente um quarto da água disponível é utilizada na formação de urina. Em termos de quantidade, o produto da excreção mais importante é a uréia, formada a partir da proteína presente nos grãos, e que deve ser eliminada (não há evidência de armazenagem de excretas como o descrito para os insetos); e quanto mais concentrada a urina, menos água é usada. O rato canguru possui uma capacidade notável de concentração renal, muito melhor que a maioria dos mamíferos não-desérticos (ver Tab. 9.2, p. 373). Se for conhecida a quantidade de proteína contida em 100 g de cevada, pode-se calcular quanta uréia deve ser excretada e, portanto, quanta água é necessária. A quantidade de água perdida nas fezes pode ser determinada pela coleta e medida do conteúdo de água.

A via mais importante para a perda de água é a evaporação, que ocorre principalmente a partir do trato respiratório. Na tabela 8.13, o ganho e perda de água estão em equilíbrio. Se a umidade atmosférica for menor, o ganho será ligeiramente reduzido, pois menos água livre será absorvida dos grãos e, paralelamente, no ar mais seco, mais água evaporar-se-á do trato respiratório. Em uma atmosfera muito seca, portanto, o rato canguru não consegue manter seu balanço hídrico.

* As fêmeas, durante o período reprodutivo no final da primavera, precisam de mais água para a produção de leite e por isso dependem de uma captação elevada de água livre, por exemplo, de material vegetal verde ou úmido (Nagy e Gruchacz, 1994).

Em um ar mais úmido, acima de uma umidade relativa de 20%, menos água evapora do trato respiratório, pois o ar inalado contém mais água e o rato canguru rapidamente mantém seu balanço hídrico. Na natureza, esses animais despendem muito tempo em suas tocas subterrâneas, onde a umidade do ar é mais elevada que no ar do deserto, o que ajuda a manter seu balanço hídrico.

Evaporação a partir do trato respiratório. A quantidade de evaporação a partir do trato respiratório depende do volume de ar trazido para os pulmões (o volume ventilatório) e do fato de que o ar expirado está saturado de vapor d'água. A quantidade de água presente no ar inalado determina a quantidade adicional de água necessária para a saturação do ar.

O volume ventilatório é determinado pela taxa de consumo de oxigênio (que por sua vez determina a quantidade de água de oxidação disponível). Os mamíferos, em geral, retiram cerca de 5 ml de O_2 de cada 100 ml de ar alveolar, antes de expirar. Se a extração de oxigênio pudesse ser aumentada, o volume de ar respirado poderia ser reduzido (para um determinado consumo de oxigênio), e a quantidade de água evaporada seria correspondentemente reduzida.

Esse caminho para a redução da evaporação respiratória aparentemente não tem sido usado por nenhum mamífero. Para a extração de mais oxigênio nos pulmões, a hemoglobina do sangue teria que ter uma maior afinidade pelo oxigênio, mas o sangue do rato canguru não difere do sangue de outros roedores quanto a esse aspecto. A extração aumentada de oxigênio também causaria um aumento no dióxido de carbono do sangue, que se refletiria no equilíbrio ácido-base, porém, o rato canguru não difere do padrão usual dos mamíferos.

Entretanto, uma redução importante na evaporação respiratória é obtida pela expiração do ar a uma temperatura inferior à temperatura central do organismo. Embora o ar dos pulmões esteja à temperatura central e saturado, o mesmo é resfriado ao passar pelo nariz. O mecanismo é simples (Fig. 8.19): durante a inspiração, as paredes das passagens perdem calor para o ar que nelas circula, diminuindo, portanto, a temperatura das mesmas e, em razão da evaporação, elas podem ficar abaixo da temperatura do ar inspirado. Na expiração, à medida que o ar quente dos pulmões passa sobre as

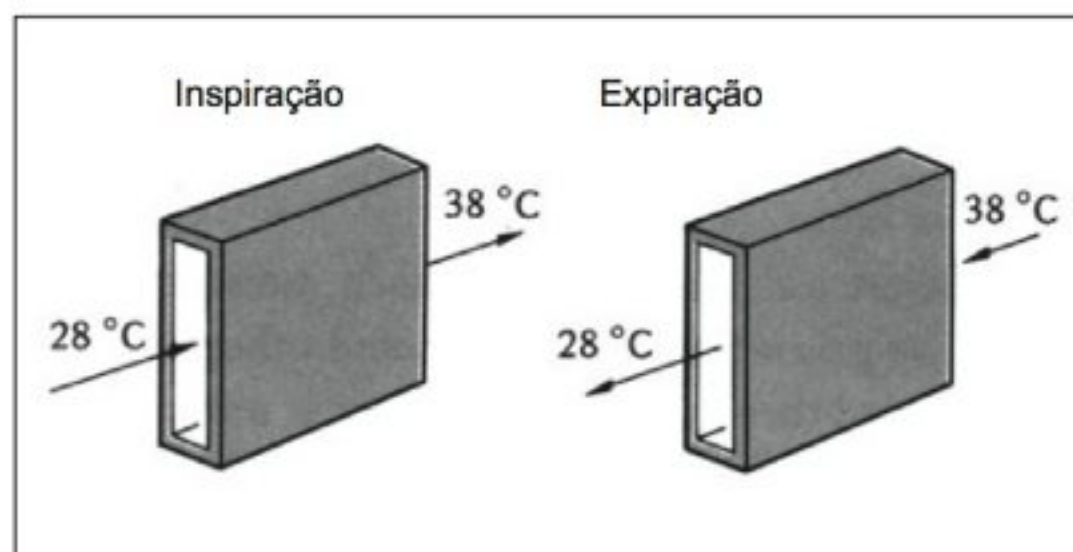


Fig. 8.19 Modelo de troca de calor nas vias nasais. O ar ambiente está a 28°C e saturado; a temperatura corpórea é de 38°C. À medida que o ar inspirado circula através das passagens (à esquerda), ganha calor e vapor d'água, satura-se e fica a 38°C antes de atingir os pulmões. Na expiração (à direita), o ar flui por paredes frias e libera calor, havendo condensação de água. Ao término da troca de calor e água, o ar expirado está próximo de 28°C e saturado (Schmidt-Nielsen, 1972).

superfícies frias, o mesmo é resfriado e a água condensa sobre as paredes. A extensão do resfriamento (isto é, a temperatura final do ar expirado) varia com a temperatura e umidade do ar inalado.

Qual a importância do resfriamento para o balanço hídrico? Naturalmente, isso varia com as condições do ar que o rato canguru respira; porém, tomemos um exemplo plausível, com o ar a 30°C e umidade relativa a 25%. Esse ar, quando levado aos pulmões, é aquecido à temperatura corpórea (38°C) e saturado com vapor d'água, contendo, portanto, 46 mg H_2O por litro. Na expiração, o ar é resfriado a 27°C e, embora ainda saturado, contém somente metade da água (isto é, metade da água é retida nas vias nasais e usada para umidificar o ar da próxima respiração). Note, porém, que o ar expirado é saturado e sempre contém mais vapor de água que o ar inspirado; em outras palavras, o nariz não é um sistema para extrair água do ar e há sempre uma perda de água a partir do trato respiratório.

A troca de calor nas vias nasais não é exclusiva dos ratos cangurus, pois ocorre em todos os animais. A troca de calor entre o ar e as paredes nasais é uma consequência inevitável e essa troca é mais completa quando as vias são estreitas e a superfície é ampla, como nos pequenos roedores. Nas aves, que possuem

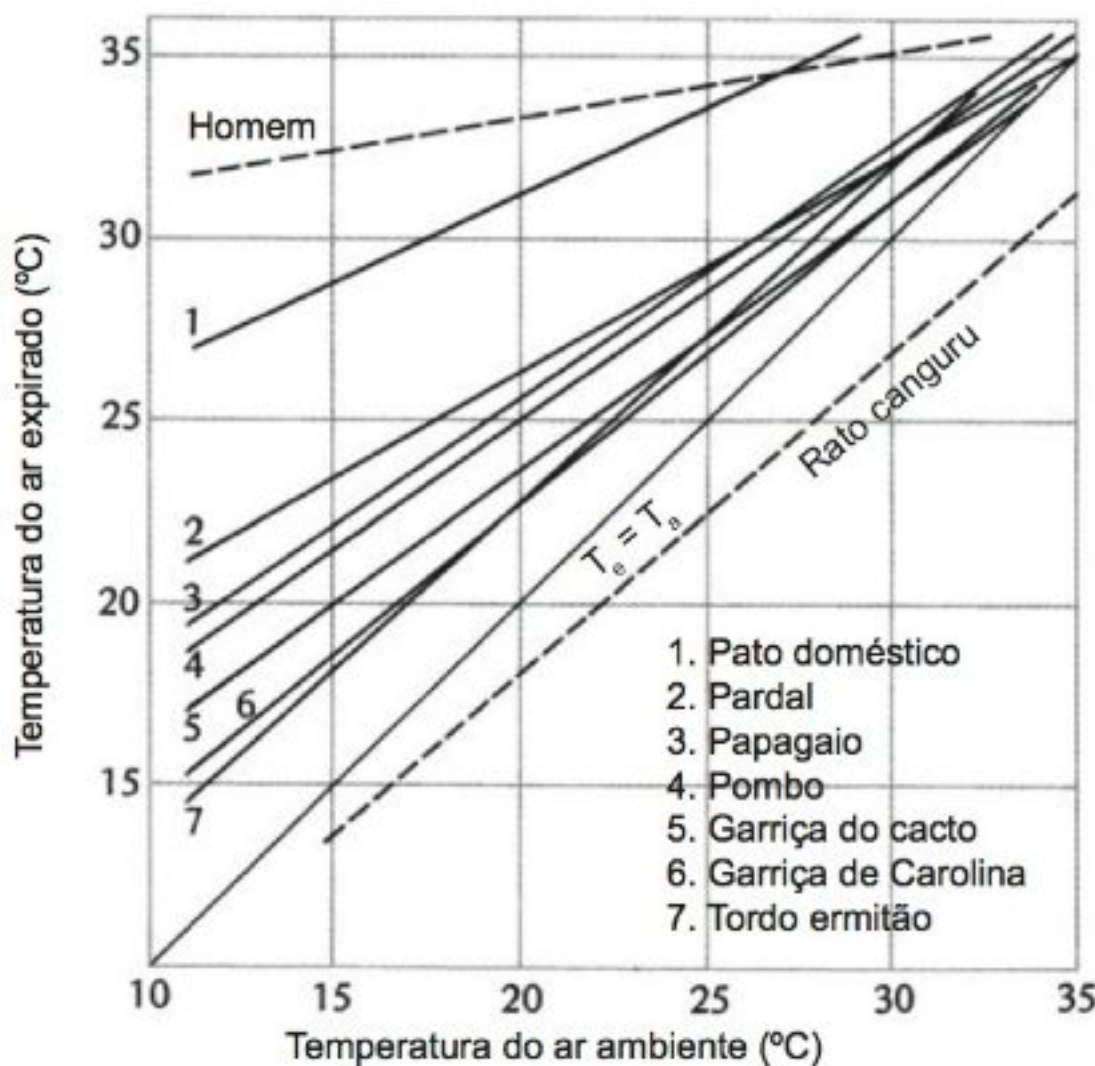


Fig. 8.20 Temperatura do ar expirado em sete espécies de aves, medida em atmosfera seca. As temperaturas corpóreas das aves oscilaram entre 40 e 41°C. Duas espécies, a garça do cacto e o papagaio, são espécies desérticas, porém, não há diferença na magnitude do resfriamento (e, conseqüentemente, na recuperação de água) entre essas e aves de outros habitats. O resfriamento menos efetivo do ar expirado no pato é devido ao maior tamanho de suas vias respiratórias (Schmidt-Nielsen e col., 1970).

vias mais curtas e mais largas, o resfriamento é menos efetivo (Fig. 8.20).

Os ratos cangurus em atmosfera seca expiram ar a uma temperatura abaixo da do ar inspirado; para as aves, embora resfriem o ar sensivelmente, a temperatura do ar expirado é maior. Os seres humanos, com suas vias nasais mais largas, exibem uma troca de calor bastante incompleta e o ar expirado está normalmente a apenas alguns graus abaixo da temperatura corpórea. No homem, portanto, a troca de calor no nariz e a conservação de água associada são de menor importância, acarretando uma maior perda de água no ar expirado.

A economia de água discutida diz respeito ao resfriamento do ar expirado que, no entanto, permanece saturado. Entretanto, camelos severamente desidratados conseguem reduzir ainda mais o conteúdo de água do ar expirado; não apenas diminuem a temperatura do ar expirado como descrito acima, mas também retiram mais vapor d'água do ar.

Em camelos, mantidos sob condições desérticas e privados de água potável, o ar expirado durante o dia fica completamente saturado, mas à noite sua umidade diminui para cerca de 75% da umidade relativa. A combinação do resfriamento e dessaturação do ar expirado proporciona uma economia de água de 60% em relação à expiração do ar saturado à temperatura corpórea, uma economia realmente substancial (Schmidt-Nielsen e col., 1981).

O mecanismo responsável pela dessaturação do ar depende das propriedades higroscópicas das superfícies nasais. Quando um camelo fica desidratado, as membranas nasais ressecam-se e são recobertas por uma camada de muco seco, fragmentos celulares e sais. Essas superfícies liberam vapor d'água durante a inspiração do ar seco do deserto e captam novamente água do ar respiratório úmido durante a expiração. A água absorvida evapora-se novamente durante a inspiração que se segue, recuperando as propriedades higroscópicas das superfícies, de forma que a água é novamente absorvida durante a expiração subsequente. O sistema é uma alternância inteiramente passiva entre evaporação e absorção de água e funciona apenas quando as vias nasais ressecam-se em animais desidratados.

VERTEBRADOS MARINHOS QUE RESPIRAM O AR

Os vertebrados superiores – répteis, aves e mamíferos – são tipicamente terrestres, e como foi visto, alguns estão adaptados aos desertos mais áridos do mundo. Entretanto, várias linhagens de vertebrados terrestres invadiram secundariamente o mar, porém, continuaram a respirar o ar.

Com respeito aos problemas de água e sal, são essencialmente animais terrestres, e em comparação aos peixes, são do ponto de vista fisiológico isolados da água do mar circundante. Ao contrário dos peixes, que possuem brânquias, que por sua vez são relativamente permeáveis à água, os vertebrados marinhos superiores possuem pulmões e dessa forma evitam o problema osmótico do contato íntimo da água do mar sobre uma vasta superfície branquial. Os vertebrados marinhos superiores diferem do ponto de vista fisiológico de seus parentes terrestres, fundamentalmente porque dispõem

apenas da água do mar para beber e que grande parte do alimento tem um alto teor de sal.

O mar contém água suficiente, o problema é que toda essa água contém cerca de 35 g de sal por litro e uma concentração osmótica em torno de 1.000 mOsm. A maior parte dos alimentos contém também um alto teor de sal, embora a composição iônica destes seja muitas vezes substancialmente diferente daquela da água do mar.

Vegetais e invertebrados quando ingeridos, apresentam, a grosso modo, o mesmo problema osmótico que a ingestão de água do mar. Os peixes marinhos teleósteos, como foi discutido, contêm muito menos sal, e os animais que subsistem primordialmente de peixes têm um problema de sal menos grave em comparação àqueles que se alimentam de vegetais ou de invertebrados. De qualquer forma, todos devem excretar os produtos finais do metabolismo protéico, que em mamíferos é principalmente a uréia e em aves e répteis, o ácido úrico.

Se um vertebrado ingerir água do mar, os sais serão absorvidos e a concentração salina nos fluidos corpóreos aumentará. A menos que o sais sejam eliminados com um menor volume de água que o ingerido, não haverá um ganho líquido de água. Em outras palavras, os sais devem ser excretados em uma solução, no mínimo, com a mesma concentração que a água do mar, senão o organismo ficará cada vez mais desidratado.

O rim dos répteis não consegue produzir urina mais concentrada que seus fluidos corpóreos e o rim das aves geralmente consegue produzir uma urina apenas duas vezes mais concentrada que o sangue. Como a concentração dos fluidos corpóreos de répteis e aves é ao redor de 300 a 400 mOsm por litro, a urina não atinge a concentração da água do mar (1.000 mOsm por litro). Portanto, o rim não tem uma capacidade de concentração suficiente para permitir que esses animais ingiram a água do mar ou alimentos com alto teor de sal, e se o fazem, devem ter outros mecanismos para a excreção de sal.

Répteis marinhos

Três ordens de répteis – tartarugas, lagartos e cobras – têm representantes marinhos. A quarta ordem de répteis, os crocodilos, não tem representantes marinhos verdadeiros. O crocodilo de água salgada, *Crocodylus*

porosus, é essencialmente estuarino, mas, provavelmente, poderia sobreviver indefinidamente em um meio marinho verdadeiro.*

Algumas das serpentes marinhas são completamente independentes da terra, até mesmo para a reprodução, pois são vivíparas. Elas nunca deixam o mar e ficariam realmente bastante impotentes em terra. As tartarugas marinhas passam a maior parte de suas vidas em mar aberto, porém, retornam às praias arenosas tropicais para a reprodução: somente as tartarugas fêmeas vão para terra para depositar seus ovos. Os machos não retornam nunca à terra depois que entram no mar como filhotes.

Os lagartos marinhos são mais ligados à terra e um exemplo é o iguana marinho das ilhas Galápagos, *Amblyrhynchus cristatus*. Vivem na zona de arrebentação, onde escalam as rochas e alimentam-se exclusivamente de algas marinhas.

A excreção do excesso de sal, com o qual o rim dos répteis não consegue lidar, é realizada por glândulas na cabeça, denominadas *glândulas excretoras de sal* ou simplesmente *glândulas de sal*. Elas produzem um fluido altamente concentrado, que contém essencialmente sódio e cloro em concentrações substancialmente maiores que na água do mar.

As glândulas de sal não funcionam continuamente como os rins. Elas secretam apenas de forma intermitente, em resposta à carga salina que aumenta a concentração de sais no plasma. Glândulas secretoras de sal semelhantes são encontradas em aves marinhas, as quais foram estudadas em grande detalhe.

No lagarto marinho, a glândula de sal descarrega sua secreção na porção anterior da cavidade nasal e uma saliência evita que ela escorra para trás e seja deglutida. Uma expiração súbita expelle ocasionalmente o fluido, através das narinas, na forma de um borrito delicado. O iguana de Galápagos ingere algas marinhas, que têm uma concentração salina semelhante à da água do mar, e por esse motivo, precisa ter um mecanismo de excreção de sais em alta concentração (Schmidt-Nielsen e Fänge, 1958).

A tartaruga marinha, herbívora ou carnívora, possui uma grande glândula excretora de sal na órbita de cada

* O tuatara (*Sphenodon*) da Nova Zelândia é o único representante existente da quinta ordem, os Rincocéfalos.

olho. O ducto da glândula desemboca no canto posterior da órbita e a tartaruga, submetida a uma carga salina elevada, derrama lágrimas salgadas. (As lágrimas dos seres humanos, que todos sabem possuem um gosto salgado, são isosmóticas em relação ao plasma sanguíneo. As glândulas lacrimais humanas, portanto, não exercem nenhum papel especial na excreção de sais).

As serpentes marinhas, que também excretam um fluido salgado em resposta à carga salina, possuem glândulas de sal que desembocam na cavidade oral, de onde o fluido secretado é expelido (Dunson, 1968). As cobras marinhas são parentes próximos das najas e muito venenosas, um aspecto que confere um pouco de preocupação na manipulação, dificultando o estudo destas.

Acreditava-se que os crocodilos estuarinos ou de água salgada não possuíam glândulas de sal e mantinham o equilíbrio salino vivendo em estuários, subsistindo à base de uma dieta de peixes e tendo uma pele altamente impermeável. Entretanto, tanto o crocodilo de água salgada australiano, *Crocodylus porosus*, quanto o norte-americano, *Crocodylus acutus*, possuem glândulas de sal que estão distribuídas sobre a superfície da língua (Taplin e Grigg, 1981; Taplin e col., 1982).

Percebe-se que os quatro grupos de répteis marinhos utilizam quatro sistemas anatômicos diferentes para a eliminação do excesso de sal. Os lagartos usam uma glândula nasal, as tartarugas, uma glândula orbital, as cobras marinhas, uma glândula sublingual, e os crocodilos, um grande número de pequenas glândulas sobre a superfície da língua. Todos secretam um fluido extremamente concentrado, mas se muitos desses animais ingerem normalmente água do mar em quantidades apreciáveis, é uma questão que ainda não foi resolvida.

Aves marinhas

Muitas aves são marinhas, porém, a maior parte delas vive sobre ou acima, e não dentro do oceano. Muitas são litorâneas, mas algumas são realmente pelágicas. Um albatroz jovem, que é chocado em uma ilha do Pacífico, passa 3 a 4 anos sobre o mar aberto antes de retornar aos locais de reprodução.

Os pingüins, as aves marinhas mais bem adaptadas, perderam a capacidade de voar. São excelentes nadadores e estão bem avançados na direção de uma vida completamente aquática. No entanto, no sentido fisiológico, permaneceram animais essencialmente terrestres que

respiram o ar e se reproduzem na terra. A afirmação de que o pingüim imperador nem mesmo se reproduz em terra não é verdadeira, pois ele choca seu ovo em pé, sobre o gelo, durante o prolongado inverno escuro da Antártica.

Todas as aves marinhas possuem glândulas de sal nasais pareadas que, por meio de um ducto, encontram-se em conexão com a cavidade nasal (Fänge e col., 1958). As glândulas nasais são também encontradas na maioria das aves terrestres, embora sejam muito pequenas; nas aves marinhas, as glândulas são, sem exceção, grandes. Localizam-se com maior frequência no topo do crânio, acima da órbita de cada olho, em depressões superficiais no osso (Fig. 8.21). Em aves alimentadas com uma dieta rica em sal, ou que recebem soluções salinas para beber, as glândulas aumentam de tamanho e tornam-se ainda maiores que o normal (Schmidt-Nielsen e Kim, 1964).

As glândulas de sal geralmente permanecem inativas e começam a secretar somente em resposta a uma carga osmótica (p. ex., quando água do mar ou alimento salgado são ingeridos). Caso contrário, permanecem inativas, e a esse respeito diferem dos rins, que produzem continuamente urina. O fluido secretado tem uma composição simples: contém principalmente sódio e cloro em concentrações bastante constantes. Também em relação a isso, as glândulas de sal diferem drasticamente do rim, que altera, dentro de intervalos amplos, as concentrações e as proporções relativas dos componentes secretados. A urina também contém uma variedade de compostos orgânicos, enquanto a secreção da glândula de sal apresenta apenas uma quantidade mínima de substâncias não-eletrolíticas (Schmidt-Nielsen, 1960).

Embora a concentração de sais no fluido secretado seja consistentemente alta, há diferenças características entre as espécies, associadas à ecologia normal das aves e seus hábitos alimentares. Por exemplo, um biguá, que é uma ave litorânea e que se alimenta de peixe, secreta um fluido com um teor salino relativamente baixo, em torno de 500 a 600 mmol de Na por litro (Tab. 8.14). A gaivota (arenque), que come mais invertebrados como alimento e, conseqüentemente, ingere mais sal, apresenta uma concentração de 600 a 800 mmol de Na por litro. O petrel, uma ave altamente oceânica, que se alimenta de crustáceos planctônicos, tem uma

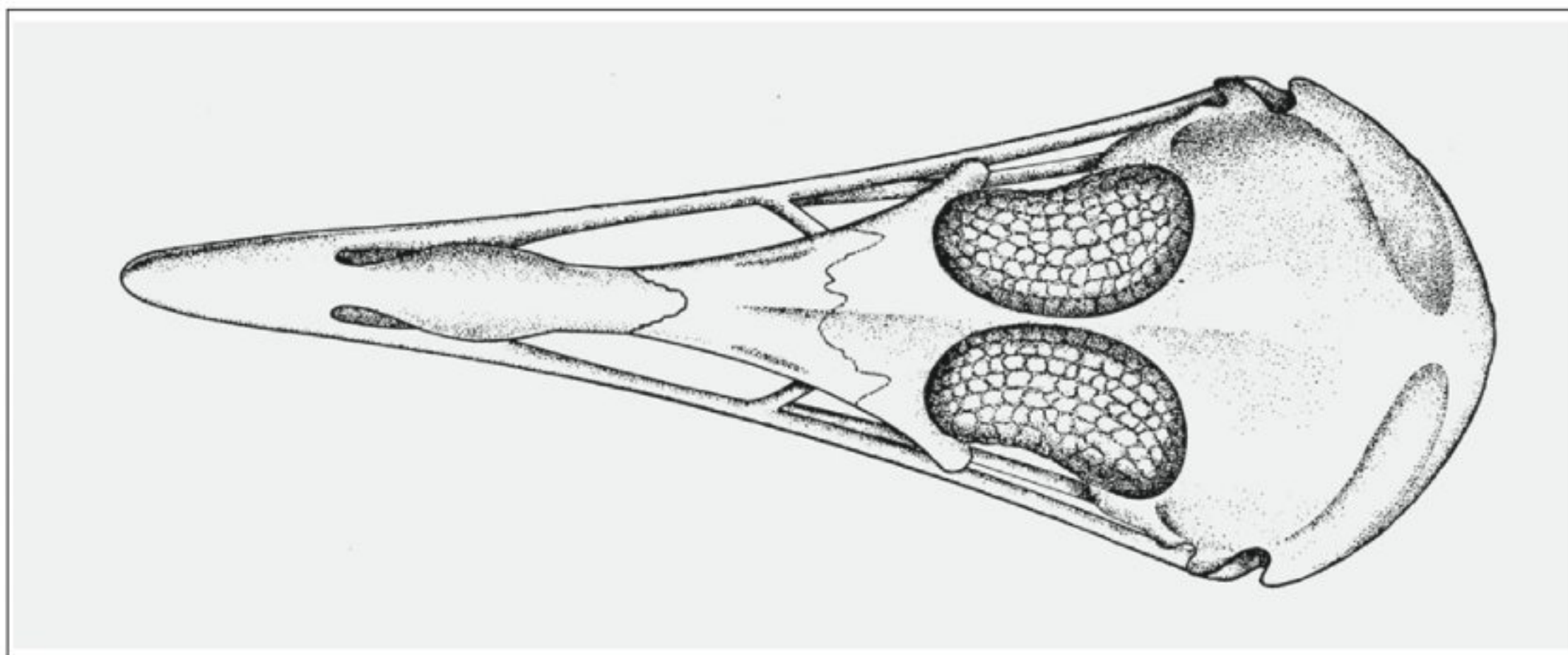


Fig. 8.21 As glândulas secretoras de sal de uma gaivota marinha estão localizadas no topo da cabeça, acima de cada olho, em depressões superficiais no crânio (Schmidt-Nielsen, 1963).

Tabela 8.14 Concentração de sódio na secreção nasal de diferentes espécies de aves. A concentração de cloro em uma determinada amostra é quase idêntica à concentração de sódio. Outros íons são encontrados apenas em pequenas quantidades (Schmidt-Nielsen, 1960).

Espécies	Concentração de sódio (mmol litro ⁻¹)
Pato selvagem	400-600
Biguá	500-600
Talha-mar negro	550-700
Pelicano marrom	600-750
Gaivota arenque	600-800
Gaivota com dorso negro	700-900
Pingüim de Humboldt	725-850
Alca Guillemot	750-850
Albatroz de pés negros	800-900
Petrel de Leach	900-1.100

concentração de sódio no fluido nasal maior que 1.100 mmol por litro.

A glândula de sal tem extraordinária capacidade de excretar sal. Em um experimento no qual uma gaivota recebeu água do mar equivalente a aproximadamente um décimo do seu peso corpóreo (que corresponderia

a 7 litros para um homem), a carga salina total foi eliminada em cerca de 3 horas. Os detalhes desse experimento estão registrados na tabela 8.15. A ave pesava 1.420 g e foram administrados 134 ml de água do mar por meio de uma cânula estomacal. Durante as 3 horas subseqüentes, o volume combinado de líquido excretado, 131,5 ml, igualou-se ao ingerido, sendo menos da metade (56,3 ml) proveniente da glândula de sal, e o restante (75,2 ml) da cloaca. A quantidade de sódio excretada pela glândula nasal foi, entretanto, cerca de 10 vezes superior à quantidade que apareceu na evacuação da cloaca (urina misturada com um pouco de matéria fecal).

A análise da tabela 8.15 revela que o volume da secreção nasal foi maior durante a segunda hora, após a qual houve uma diminuição gradual. A concentração da secreção nasal permaneceu constante, apesar das alterações na taxa de fluxo. O volume da evacuação cloacal (principalmente urina) excedeu o volume da secreção nasal, mas sua concentração de sal foi bastante baixa.

O rim da ave consegue produzir urina com uma concentração máxima de sódio de aproximadamente 300 mmol por litro, mas neste experimento a concentração urinária correspondeu a apenas uma pequena fração desse valor. Ademais, durante o experimento, a

Tabela 8.15 Excreção nasal e cloacal de uma gaivota de dorso negro, durante 175 minutos após a ingestão de 134 ml de água do mar, uma quantidade que equivale a aproximadamente um décimo do seu peso corpóreo (Schmidt-Nielsen, 1960).

Tempo (min)	Excreção nasal			Excreção cloacal		
	Volume (ml)	Concentração de sódio (mmol litro ⁻¹)	Quantidade de sódio (mmol)	Volume (ml)	Concentração de sódio (mmol litro ⁻¹)	Quantidade de sódio (mmol)
15	2,2	798	1,7	5,8	38	0,28
40	10,9	756	8,2	14,6	71	1,04
70	14,2	780	11,1	25,0	80	2,00
100	16,1	776	12,5	12,5	61	0,76
130	6,8	799	5,4	6,2	33	0,21
160	4,1	800	3,3	7,3	10	0,07
175	2,0	780	1,5	3,8	12	0,05
Total	56,3		43,7	75,2	4,41	

Tabela 8.16 Taxas de secreção da glândula de sal da gaivota arenque e do rim humano durante diurese máxima e antidiurese.

Taxa de secreção	Glândula de sal	Diurese do rim	Antidiurese do rim
Por quilograma do peso corpóreo (ml h ⁻¹)	30	15	0,15
Por grama de glândula (ml h ⁻¹)	36	4	0,004

concentração urinária de sódio variou em torno de oito vezes mais, algo bastante incomum para o rim, mas em marcante contraste com a concentração extremamente constante da secreção nasal.

O volume do fluido secretado pela glândula de sal é extraordinariamente grande, especialmente face ao trabalho osmótico excepcional realizado para a produção da solução salina concentrada. A taxa de fluxo das glândulas de sal, estimada por quilograma de peso corpóreo, foi duas vezes a da produção de urina do homem, em diurese máxima (Tab. 8.16). Calculada por grama de glândula, a diferença é ainda mais surpreendente. Um

grama da glândula de sal de uma gaivota pode produzir 36 ml de fluido por hora, enquanto o rim humano, em diurese máxima, produz apenas a vigésima parte dessa quantidade. No rim humano, quando é produzida uma urina concentrada (que é ainda apenas a metade da concentração da secreção da glândula de sal da gaivota), a taxa de fluxo pode reduzir-se a apenas 1% daquela da diurese. Evidentemente, a glândula de sal é um dos sistemas de transporte iônico mais eficazes.

O fluido secretado pela glândula de sal de uma ave marinha contém principalmente sódio e muito pouco potássio. A proporção entre esses dois íons permanece em torno de 30:1 e se a quantidade de potássio na dieta de uma gaivota for aumentada, a proporção Na/K não se alterará muito.

As tartarugas e as serpentes marinhas apresentam, também, proporções elevadas de Na/K, mas no iguana marinho a proporção é baixa e a quantidade relativa de potássio excretado pela glândula de sal é maior (Tab. 8.17). Isso é fácil de compreender, pois a dieta do iguaria marinho é essencialmente à base de algas marinhas e, em geral, os vegetais contêm uma grande quantidade de potássio. O iguana marinho, portanto, tem uma dieta com um teor relativamente alto de potássio e a necessidade de excretá-lo é correspondentemente alta.

Tabela 8.17 As concentrações de sódio e potássio (em milimol por litro) na água do mar e na secreção da glândula de sal. A proporção Na^+/K^+ é alta em espécies marinhas e baixa em herbívoros terrestres.

	Na^+	K^+	Proporção Na^+/K^+
Água do mar	470	10	47
Gaivota arenque (<i>Larus</i>) ^a	718	24	30
Tartaruga marinha (<i>Lepidochelys</i>) ^b	713	29	25
Serpente marinha (<i>Pelamis</i>) ^b	607	28	24
Crocodilo estuarino (<i>Crocodylus</i>) ^c	663	21	32
Iguana marinho (<i>Amblyrhynchus</i>) ^b	1.434	235	6,7
Falso iguana (<i>Ctenosaura</i>) ^d	78	527	0,15
<i>Chuckawalla</i> (<i>Sauromalus</i>) ^d	121	379	0,32

^aSchmidt-Nielsen (1960). ^bDunson (1969). ^cTaplin e Grigg (1981). ^dTempleton (1967).

Um lagarto terrestre típico de habitat seco, o falso iguana (*Ctenosaura*), tem uma secreção nasal com uma concentração de potássio bastante alta e uma baixa concentração de sódio, resultando numa proporção Na/K de 0,15.

Uma outra diferença entre a secreção da glândula de sal de um réptil terrestre e seu equivalente marinho é que a composição do fluido secretado é alterada dependendo da natureza da carga. Se for dado a um réptil terrestre uma carga de sódio, a secreção se alterará a favor desse íon; se for dada uma carga de potássio, a secreção conterá principalmente potássio. Em répteis terrestres, a composição do fluido secretado é regulada segundo a necessidade, enquanto as glândulas de sal das aves marinhas e répteis parecem ser órgãos altamente especializados para a excreção de sódio e cloro.

Mamíferos marinhos

Três ordens de mamíferos – focas, baleias e peixes-bois* – são exclusivamente marinhos no sentido de passarem praticamente toda a vida no mar. As focas retornam para a terra firme por um curto período a fim de parir e amamentar a prole, mas as baleias e peixes-bois (peixe-boi e manati) parem a prole na água.

O alimento que esses animais comem apresenta uma enorme variação no teor de sal. As focas e as baleias são carnívoras e se alimentam de peixes, de alguns invertebrados de grande porte e de organismos do plâncton marinho. As que se alimentam de peixe, obtêm alimento com um teor salino bastante baixo (menos de 1%), porém com um teor protéico relativamente alto. A foca antártica comedora de caranguejo e a morsa (que se alimenta de bivalves e outros organismos do fundo do mar) alimentam-se de organismos que são isosmóticos em relação à água do mar. As baleias da Groenlândia alimentam-se de crustáceos planctônicos, organismos que possuem um alto teor salino, característico de invertebrados marinhos. Os manatis e peixes-bois são herbívoros e alimentam-se de vegetais em equilíbrio osmótico com a água do mar, resultando em elevada captação de sal.

Os mamíferos marinhos possuem algum mecanismo fisiológico que corresponda às glândulas secretoras de sal das aves e répteis? Tal mecanismo não seria necessário, pois os rins das baleias e focas são capazes de produzir urina mais concentrada que a água do mar. Registrou-se concentração de cloro de 820 mmol por litro na urina da baleia (Krogh, 1939), o que está bem além da concentração na água do mar (em torno de 535 mmol de Cl por litro), e uma baleia que ingere alimentos com um alto teor salino, ou até mesmo água do mar, deve ser capaz de eliminar os sais sem dificuldade.

Sabe-se que a água do mar é tóxica para os seres humanos e que um naufrago no mar somente acelera o processo de desidratação, caso ingira água do mar. A

* Nota do revisor científico: os peixes-bois ocorrem também em água doce, principalmente nos rios da Amazônia, um gênero bastante conhecido é o *Trichechu*.

Tabela 8.18 Efeito sobre o balanço hídrico de um homem e de uma baleia, causado pela ingestão de um litro de água do mar.

	Água do mar ingerida		Urina produzida		Balanço hídrico: ganho ou perda (ml)
	Volume (ml)	Concentração de Cl (mmol litro ⁻¹)	Volume (ml)	Concentração de Cl (mmol litro ⁻¹)	
Homem	1.000	535	1.350	400	-350
Baleia	1.000	535	650	820	+350

tabela 8.18 apresenta o efeito da ingestão de água do mar sobre o balanço hídrico de um homem e de uma baleia. Esta última pode ingerir um litro de água do mar e obter um ganho de cerca de um terço de litro de água pura, após a excreção dos sais. O rim humano é menos potente e a concentração máxima de sais na urina está abaixo da concentração da água do mar. Se um ser humano beber um litro de água do mar, inevitavelmente terminará com uma perda de água em torno de um terço de litro, o que é pior do que se não tivesse bebido nada. Sua desidratação é ainda mais agravada pela grande quantidade de magnésio e sulfato presentes na água do mar, que agem como laxantes e causam diarreia, aumentando dessa maneira a perda de água.

Há informações ainda pouco precisas se, de fato, focas e baleias ingerem quantidades apreciáveis de água do mar por ingestão, ou casualmente junto com o alimento. Entretanto, há evidências satisfatórias de que as focas não precisam recorrer à ingestão de água do mar. Leões marinhos californianos (*Zalophus californianus*) foram mantidos em cativeiro e nada além de peixe lhes foi dado para comer. Mesmo após 45 dias sem acesso à água, esses animais estavam perfeitamente normais e com um balanço hídrico positivo (Pilson, 1970). É interessante notar que mesmo se os leões marinhos ingerirem invertebrados, como o calamar, é provável que se saiam igualmente bem.

Embora o sangue do calamar esteja em equilíbrio osmótico com a água do mar e tenha um alto teor salino, as substâncias osmoticamente ativas dentro das suas células são apenas em parte sais, pois os compostos orgânicos são componentes teciduais importantes e constituem uma fração substancial da concentração osmótica total. Desse modo, o calamar e muitos outros invertebrados impingem, na realidade, uma carga salina menor que a

esperada simplesmente a partir da concentração osmótica de seus fluidos corpóreos.

Ainda em relação ao balanço hídrico, os mamíferos apresentam um item que não se aplica às aves e répteis: as fêmeas amamentam a prole e grande quantidade de água é necessária para a produção de leite. Uma maneira de reduzir essa perda d'água seria produzir um leite mais concentrado. Há muito é conhecido que o leite da foca e da baleia contém um alto teor de gordura e um teor protéico maior que o do leite de vaca (Tab. 8.19). Isso tem sido habitualmente interpretado como uma necessidade para o rápido crescimento dos filhotes e, em especial, como um meio de transferência de uma grande quantidade de lipídio para ser depositado como gordura e servir como isolante térmico.

O elevado teor de gordura do leite de foca pode também ser visto em termos das reservas limitadas de água da mãe. Na foca Weddell, a qual foi melhor estudada que as outras focas, o teor de gordura do leite gradualmente aumenta durante o período de lactação, enquanto o conteúdo de água diminui proporcionalmente. O teor de gordura mais alto encontrado no leite da foca Weddell é de 57,9% (aproximadamente o dobro do teor contido no creme de leite), com um conteúdo de água na mesma amostra de somente 27,2% (que contrasta com o conteúdo de água de uma carne magra comum, que é em torno de 65%).

Realmente, as focas fornecem nutrientes para seus filhotes com um gasto mínimo de água; para cada grama de água usada, as focas transferem alimento com uma eficácia 10 vezes maior que a dos mamíferos terrestres (Tab. 8.19, última coluna). A observação de que a fêmea das focas Weddell em cativeiro não se desidrata durante o período de lactação, está de acordo com esses achados (Kooyman e Drabek, 1968).

Tabela 8.19 Composição e valor energético do leite dos mamíferos.

Animal	Composição (g por 100 g de leite)				Valor energético (kcal por g de H ₂ O)
	H ₂ O	Lipídio	Proteína	Carboidrato	
Vaca ^a	87,3	3,7	3,3	4,8	3,3
Homem ^a	87,6	3,8	1,2	7,0	3,3
Foca harpa ^b	45,3	42,7	10,5	0	41
Foca Weddell					
Valor médio ^c	43,6	42,2	(14,1) ^d	—	44
Valor extremo ^c	27,2	57,9	(19,5) ^d	—	96

^aKon e Cowe (1961).^bSivertsen (1935).^cKooyman e Drabek (1968).^dOs números indicam os componentes sólidos totais não-lipídicos, mas como o leite de foca é virtualmente desprovido de carboidratos, a sua maior parte é proteína.

Essa maneira engenhosa do animal em lactação economizar água levanta a questão se os mamíferos de regiões desérticas economizam seus suprimentos limitados de água de modo semelhante durante a amamentação de seus filhotes. Parece ser esse o caso, pois o leite do rato canguru apresenta um conteúdo de água de apenas cerca de 50% e contém mais de 30% de lipídio (Kooyman, 1963); naturalmente, trata-se de uma grande ajuda para o precário balanço de água da fêmea. Mas e o camelo, cujo leite tem um teor lipídico em torno de 4%, semelhante ao do leite de vaca?

Uma parada para reflexão revelará que a situação do camelo é inteiramente diferente da do rato canguru, cujo filhote dentro da toca não utiliza água para a regulação térmica. O filhote do camelo nasce no fim do inverno e é amamentado durante o verão quente. Nessa época, ele necessita de água para a regulação térmica, tanto ou mais que a mãe. O rato canguru fêmea transfere nutrientes com uma perda mínima de água, porém, o camelo fêmea deve também fornecer água para satisfazer as necessidades do filhote.

Nas discussões sobre regulação osmótica, várias vezes foi visto quão importante são os órgãos excretores para a manutenção de uma constância relativa, ou estado de equilíbrio, das concentrações internas e do conteúdo de água dos organismos vivos. A seguir, serão discutidos, de forma mais detalhada, os órgãos excretores e suas funções.

REFERÊNCIAS

- Beadle, L. C. (1943) Osmotic regulation and the faunas of inland waters. *Biol. Rev.* 18:172–183.
- Beament, J. W. L. (1961) The water relations of insect cuticle. *Biol. Rev.* 36:281–320.
- Bentley, P. J. (1966) Adaptations of amphibia to arid environments. *Science* 152:619–623.
- Bentley, P. J. (1971) *Endocrines and Osmoregulation: A Comparative Account of the Regulation of Water and Salt in Vertebrates*. New York: Springer-Verlag. 300 pp.
- Bittner, A., and Lang, S. (1980) Some aspects of the osmoregulation of Amazonian freshwater stingrays (*Potamotrygon hystrix*). 1. Serum osmolality, sodium and chloride content, water content, hematocrit and urea level. *Comp. Biochem. Physiol.* 67A:9–13.
- Bliss, D. E. (1966) Water balance in the land crab, *Gecarcinus lateralis*, during the intermolt cycle. *Am. Zool.* 6:197–212.
- Bormann, F. H. (1982) The New England landscape: Air pollution stress and energy policy. *Ambio* 11(4):188–194.
- Bowlus, R. D., and Somero, G. N. (1979) Solute compatibility with enzyme function and structure: Rationales for the selection of osmotic agents and end-products of anaerobic metabolism in marine invertebrates. *J. Exp. Zool.* 208:137–152.
- Burger, J. W., and Hess, W. N. (1960) Function of the rectal gland in the spiny dogfish. *Science* 131:670–671.
- Clark, M. E., and Hinke, J. A. M. (1981) Studies on water in barnacle muscle fibres. 1. The dry weight components of fresh fibres. *J. Exp. Biol.* 90:33–41.

- Conte, F. P., Hootman, S. R., and Harris P. J. (1972) Neck organ of *Artemia salina* nauplii: A larval salt gland. *J. Comp. Physiol.* 80:239–246.
- Croghan, P. C. (1958) The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* (L.). *J. Exp. Biol.* 35:219–33.
- Curran, P. F. (1960) Na, Cl, and water transport by rat ileum *in vitro*. *J. Gen. Physiol.* 43:1137–1148.
- Curran, P. F., and MacIntosh, J. R. (1962) A model system for biological water transport. *Nature, Lond.* 193:347–348.
- Diamond, J. M., and Bossert, W. H. (1967) Standing-gradient osmotic flow. *J. Gen. Physiol.* 50:2061–2083.
- Dunson, W. A. (1968) Salt gland secretion in the pelagic sea snake *Pelamis*. *Am. J. Physiol.* 215:1512–1517.
- Dunson, W. A. (1969) Electrolyte excretion by the salt gland of the Galápagos marine iguana. *Am. J. Physiol.* 216:995–1002.
- Edney, E. B. (1954) Woodlice and the land habitat. *Biol. Rev.* 29:185–219.
- Edney, E. B. (1966) Absorption of water vapour from unsaturated air by *Arenivaga* sp. (Polyphagidae, Dictyoptera). *Comp. Biochem. Physiol.* 19:387–408.
- Fänge, R., Schmidt-Nielsen, K., and Osaki, H. (1958) The salt gland of the herring gull. *Biol. Bull.* 115:162–171.
- Foskett, J. K., and Scheffey, C. (1982) The chloride cell: Definitive identification as the salt-secretory cell in teleosts. *Science* 215:164–166.
- Fugelli, K., and Zachariassen, K. E. (1976) The distribution of taurine, gamma-aminobutyric acid, and inorganic ions between plasma and erythrocytes in flounder (*Platichthys flesus*) at different plasma osmolalities. *Comp. Biochem. Physiol.* 55A:173–177.
- Galloway, J. N., Likens, G. E., and Edgerton, E. S. (1976) Acid precipitation in the northeastern United States: pH and acidity. *Science* 194:722–724.
- Gordon, M. S., Schmidt-Nielsen, K., and Kelly, H. M. (1961) Osmotic regulation in the crab-eating frog (*Rana cancrivora*). *J. Exp. Biol.* 38:659–678.
- Gordon, M. S., and Tucker, V. A. (1965) Osmotic regulation in the tadpoles of the crab-eating frog (*Rana cancrivora*). *J. Exp. Biol.* 42:437–445.
- Greger, R., Schlatter, E., and Gögelein, H. (1986) Sodium chloride secretion in rectal gland of dogfish. *Squalus acanthias*. *News Physiol. Sci.* 1:134–136.
- Gross, W. J., Lasiewski, R. C., Dennis, M., and Rudy, P., Jr. (1966) Salt and water balance in selected crabs of Madagascar. *Comp. Biochem. Physiol.* 17:641–660.
- Hadley, N. F. (1994) *Water Relations of Terrestrial Arthropods*. San Diego, CA: Academic Press. 356 pp.
- Hutchinson, G. E. (1967) *A Treatise on Limnology*, vol. II, *Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. New York: Wiley. 1115 pp.
- Karnaky, K. J. (1986) Structure and function of the chloride cell of *Fundulus heteroclitus* and other teleosts. *Am. Zool.* 26:209–224.
- Keys, A. B. (1933) The mechanism of adaptation to varying salinity in the common eel and the general problem of osmotic regulation in fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 112:184–199.
- Keys, A. B., and Willmer, E. N. (1932) “Chloride secreting cells” in the gills of fishes, with special reference to the common eel. *J. Physiol.* 76:368–378.
- Kon, S. K., and Cowie, A. T. (1961) *Milk: The Mammary Gland and Its Secretion*, vol. II. New York: Academic Press. 423 pp.
- Kooyman, G. L. (1963) Milk analysis of the kangaroo rat, *Dipodomys merriami*. *Science* 142:1467–1468.
- Kooyman, G. L., and Drabek, C. M. (1968) Observations on milk, blood, and urine constituents of the Weddell seal. *Physiol. Zool.* 41:187–194.
- Krogh, A. (1937) Osmotic regulation in fresh water fishes by active absorption of chloride ions. *Z. Vergl. Physiol.* 24:656–666.
- Krogh, A. (1939) *Osmotic Regulation in Aquatic Animals*. Cambridge: Cambridge University Press. 242 pp. Reprinted by Dover Publications, New York, 1965.
- Leivestad, H., and Muniz, I. P. (1976) Fish kill at low pH in a Norwegian River. *Nature, Lond.* 259:391–392.
- Livingstone, D. A. (1963) Chemical composition of rivers and lakes. In *Data of Geochemistry*, 6th ed. (M. Fleischer, ed.). Geological Survey Professional Paper 440, Chapter G. Washington, D.C.: GPO. 64 pp.
- Locket, N. A. (1980) Some advances in coelacanth biology: Review lecture. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 208:265–307.
- Loveridge, J. P. (1970) Observations on nitrogenous excretion and water relations of *Chiromantis xerampelina* (Amphibia, Anura). *Arnoldia* 5:1–6.
- Machin, J. (1964) The evaporation of water from *Helix aspersa*. 1. The nature of the evaporating surface. *J. Exp. Biol.* 41:759–769.
- Maetz, J., Payan, P., and de Renzis, G. ((1976) Controversial aspects of ionic uptake in freshwater animals. In *Perspectives in Experimental Biology*, vol. 1, *Zoology* (P. S. Davies, ed.), pp. 77–92. Oxford: Pergamon Press.

- Mayer, N. (1969) Adaptation de *Rana esculenta* à des milieux variés: Etude spéciale de l'excrétion rénale de l'eau et des électrolytes au cours des changements de milieu. *Comp. Biochem. Physiol.* 29:27–50.
- Motais, R., and Maetz, J. (1965) Comparaison des échanges de sodium chez un téléostéen euryhalin (le flet) et un téléostéen sténohalin (le serran) en eau de mer: Importance relative du tube digestif et de la branchie dans ces échanges. *C. R. Acad. Sci. Paris* 261:532–535.
- Nagy, K. A., and Gruchacz, M. J. (1994) Seasonal water and energy metabolism of the desert-dwelling kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). *Physiol. Zool.* 67:1461–1478.
- Noble-Nesbitt, J. (1977) Absorption of water vapour by *Thermobia domestica* and other insects. In *Comparative Physiology: Water, Ions and Fluid Mechanics* (K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis, and S. H. P. Maddrell, eds.), pp. 53–66. London: Cambridge University Press.
- O'Donnell, M. J. (1982) Hydrophilic cuticle: The basis for water vapour absorption by the desert burrowing cockroach, *Arenivaga investigata*. *J. Exp. Biol.* 99:43–60.
- Overrein, L. N., Seip, H. M., and Tollan, A. (1980) *Acid Precipitation: Effects on Forest and Fish*. Final report of the SNSF Project 1972–1980. Oslo, Norway: SNSF Project. 175 pp.
- Phillips, J. E., Bradley, T. J., and Maddrell, S. H. P. (1977) Mechanisms of ionic and osmotic regulation in saline-water mosquito larvae. In *Comparative Physiology: Water, Ions and Fluid Mechanics* (K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis, and S. H. P. Maddrell, eds.), pp. 151–171. London: Cambridge University Press.
- Pierce, S. K., Jr., and Greenberg, M. J. (1973) The initiation and control of free amino acid regulation of cell volume in salinity-stressed marine bivalves. *J. Exp. Biol.* 59:435–440.
- Pilson, M. E. Q. (1970) Water balance in sea lions. *Physiol. Zool.* 43:257–269.
- Potts, W. T. W. (1954) The energetics of osmotic regulation in brackish- and fresh-water animals. *J. Exp. Biol.* 31:618–630.
- Potts, W. T. W., and Evans, D. H. (1967) Sodium and chloride balance in the killifish *Fundulus heteroclitus*. *Biol. Bull.* 133:411–425.
- Potts, W. T. W., and Parry, G. (1964) *Osmotic and Ionic Regulation in Animals*. Oxford: Pergamon Press. 423 pp.
- Ramsay, J. A. (1935) Methods of measuring the evaporation of water from animals. *J. Exp. Biol.* 12:355–372.
- Ramsay, J. A. (1949) The osmotic relations of the earthworm. *J. Exp. Biol.* 26:46–56.
- Robertson, J. D. (1954) The chemical composition of the blood of some aquatic chordates, including members of the Tunicata, Cyclostomata and Osteichthyes. *J. Exp. Biol.* 31:424–442.
- Robertson, J. D. (1957) Osmotic and ionic regulation in aquatic invertebrates. In *Recent Advances in Invertebrate Physiology* (B. T. Scheer, ed.), pp. 229–246. Eugene: University of Oregon Press.
- Rudolph, D. (1982) Site, process and mechanism of active uptake of water vapour from the atmosphere in the Psocoptera. *J. Insect Physiol.* 28:205–212.
- Ruibal, R. (1962) The adaptive value of bladder water in the toad, *Bufo cognatus*. *Physiol. Zool.* 35:218–223.
- Schmidt-Nielsen, K. (1960) The salt-secreting gland of marine birds. *Circulation* 21:955–967.
- Schmidt-Nielsen, K. (1963) Osmotic regulation in higher vertebrates. *Harvey Lect.* 58:53–95.
- Schmidt-Nielsen, K. (1964) *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*. Oxford: Clarendon Press. 277 pp. Reprinted by Dover Publications, New York, 1979.
- Schmidt-Nielsen, K. (1969) The neglected interface: The biology of water as a liquid-gas system. *Q. Rev. Biophys.* 2:283–304.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972) *How Animals Work*. Cambridge: Cambridge University Press. 114 pp.
- Schmidt-Nielsen, K., and Fänge, R. (1958) Salt glands in marine reptiles. *Nature, Lond.* 182:783–785.
- Schmidt-Nielsen, K., Hainsworth, F. R., and Murrish, D. E. (1970) Countercurrent heat exchange in the respiratory passages: Effect on water and heat balance. *Respir. Physiol.* 9:263–276.
- Schmidt-Nielsen, K., and Kim, Y. T. (1964) The effect of salt intake on the size and function of the salt gland of ducks. *Auk* 81:160–172.
- Schmidt-Nielsen, K., and Lee, P. (1962) Kidney function in the crab-eating frog (*Rana cancrivora*). *J. Exp. Biol.* 39:167–177.
- Schmidt-Nielsen, K., Schroter, R. C., and Shkolnik, A. (1981) Desaturation of exhaled air in camels. *Proc. R. Soc. Lond. B* 211:305–319.
- Schmidt-Nielsen, K., Taylor, C. R., and Shkolnik, A. (1971) Desert snails: Problems of heat, water and food. *J. Exp. Biol.* 55:385–398.
- Shoemaker, V. H. (1988) Physiological ecology of amphibians in arid environments. *J. Arid Environ.* 14:145–153.
- Shoemaker, V. H., and McClanahan, L. L., Jr. (1975) Evaporative water loss, nitrogen excretion and osmoregulation in Phyllomedusine frogs. *J. Comp. Physiol.* 100:331–345.

- Siversten, E. (1935) Ueber die chemische Zusammensetzung von Robbenmilch. *Magazin for Naturvidenskaberne* 75:183–185.
- Smedley, S. R., and Eisner, T. A. (1995) Sodium uptake by puddling in a moth. *Science* 270:1816–1818.
- Smith, H. W. (1959) *From Fish to Philosopher*. Summit, N.J.: CIBA. 304 pp. Reprinted by Doubleday, Garden City, N.Y., 1961.
- Somero, G. N. (1986) From dogfish to dogs: Trimethylamines protect proteins from urea. *News Physiol. Sci.* 1:9–12.
- Steinhorn, I., Assaf, G., Gat, J. R., Nishry, A., Nissenbaum, A., Stiller, M., Beyth, M., Neev, D., Garber, R., Friedman, G. M., and Weiss, W. (1979) The Dead Sea: Deepening of the mixolimnion signifies the overture to overturn of the water column. *Science* 206:55–57.
- Sverdrup, H. U., Johnson, M. W., and Fleming, R. H. (1942) *The Oceans: Their Physics, Chemistry and General Biology*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall. 1087 pp.
- Taplin, L. E., and Grigg, G. C. (1981) Salt glands in the tongue of the estuarine crocodile *Crocodylus porosus*. *Science* 212:1045–1057.
- Taplin, L. E., Grigg, G. C., Harlow, P., Ellis, T. M., and Dunson, W. A. (1982) Lingual salt glands in *Crocodylus acutus* and *C. johnstoni* and their absence from *Alligator mississippiensis* and *Caiman crocodilus*. *J. Comp. Physiol.* 149:43–47.
- Templeton, J. R. (1967) Nasal salt gland excretion and adjustment to sodium loading in the lizard, *Ctenosaura pectinata*. *Copeia* 1967:136–140.
- Thesleff, S., and Schmidt-Nielsen, K. (1962) Osmotic tolerance of the muscles of the crab-eating frog *Rana cancrivora*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 59:31–34.
- Thorson, T. B., Cowan, C. M., and Watson, D. E. (1967) *Potamotrygon* spp.: Elasmobranchs with low urea content. *Science* 158:375–377.
- Thorson, T. B., Watson, D. E., and Cowan, C. M. (1966) The status of the freshwater shark of Lake Nicaragua. *Copeia* 1966:385–402.
- Tracy, C. R. (1976) A model of the dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. *Ecol. Monogr.* 46:293–326.
- Ussing, H. H., and Zerahn, K. (1951) Active transport of sodium as the source of electric current in the short-circuited isolated frog skin. *Acta Physiol. Scand.* 23:110–127.
- Wall, B. J., and Oschman, J. L. (1970) Water and solute uptake by rectal pads of *Periplaneta americana*. *Am. J. Physiol.* 218:1208–1215.
- Wigglesworth, V. B. (1945) Transpiration through the cuticle of insects. *J. Exp. Biol.* 21:97–114.
- Wright, J. C., and O'Donnell, M. J. (1992) Osmolality and electrolyte composition of pleon fluid in *Porcellio scaber* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): implications for water vapour absorption. *J. Exp. Biol.* 164:189–203.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- American Society of Zoologists (1984) Cellular mechanisms of ion regulation in arthropods: Symposium. *Am. Zool.* 24:137–284.
- Bentley, P. J. (1976) Osmoregulation. In *Biology of the Reptilia*, vol. 5, *Physiology A*. (C. Gans and W. R. Dawson, eds.), pp. 365–412. London: Academic Press.
- Burton, R. F. (1973) The significance of ionic concentrations in the internal media of animals. *Biol. Rev.* 48:195–231.
- Committee of Atmospheric Transport and Chemical Transformation, Environmental Studies Board (1983) *Acid Deposition: Atmospheric Processes in Eastern North America*. Washington, D.C.: National Academy Press. 375 pp.
- Cronkite, D. L., and Pierce, S. K. (1989) Free amino acids and cell volume regulation. *J. Exp. Zool.* 251:275–284.
- Crowe, J. H., Hoekstra, F. A., and Crowe, L. M. (1992) Anhydrobiosis. *Ann. Rev. Physiol.* 54:579–599.
- Dunson, W. A. (1975) Salt and water balance in sea snakes. In *The Biology of Sea Snakes* (W. A. Dunson, ed.), pp. 329–353. Baltimore: University Park Press.
- Edney, E. B. (1977) *Water Balance in Land Arthropods*. Berlin: Springer-Verlag. 282 pp.
- Gupta, B. L., Moreton, R. B., Oschman, J. L., and Wall, B. J. (eds.) (1977) *Transport of Ions and Water in Animals*. London: Academic Press. 817 pp.
- Hadley, N. F. (1982) Cuticle ultrastructure with respect to the lipid waterproofing barrier. *J. Exp. Zool.* 222:239–248.
- Hadley, N. F. (1994) *Water Relations of Terrestrial Arthropods*. San Diego, CA: Academic Press. 356 pp.
- Keynes, R. C. (1971) A discussion on active transport of salts and water in living tissues. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. (Biol.)* 262:83–342.
- Krogh, A. (1965) *Osmotic Regulation in Aquatic Animals*. New York: Dover. 242 pp. Republication of 1st ed. (1939).
- Lahlou, B. (ed.) (1980) *Epithelial Transport in the Lower Vertebrates*. New York: Cambridge University Press. 366 pp.
- Lang, F., and Haussinger, D. (eds.) (1993) Interaction of Cell Volume and Cell Function. *Adv. Comp. Environ. Physiol.*, vol. 14. Berlin: Springer-Verlag. 312 pp.

- Machin, J., O'Donnell, M. J., and Coutchié, P. A. (1982) Mechanisms of water vapor absorption in insects. *J. Exp. Zool.* 222:309–320.
- McClanahan, L. L., Ruibal, R., and Shoemaker, V. H. (1994) Frogs and toads in deserts. *Sci. Am.* 270:64–70.
- Peaker, M., and Linzell, J. L. (1975) *Salt Glands in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press. 307 pp.
- Peaker, M., Vernon, R. G., and Knight, C. H. (eds.) (1984) *Physiological Strategies in Lactation*. Symposia of the Zoological Society of London, no. 51. London: Academic Press. 432 pp.
- Potts, W. T. W., and Parry, G. (1964) *Osmotic and Ionic Regulation in Animals*. Oxford: Pergamon Press. 423 pp.
- Rankin, J. C., and Davenport, J. (1981) *Animal Osmoregulation*. New York: Wiley. 202 pp.
- Rudolph, D., and Knülle W. (1982) Novel uptake systems for atmospheric water vapor among insects. *J. Exp. Zool.* 222:321–333.
- Shoemaker, V. H., and Nagy, K. A. (1977) Osmoregulation in amphibians and reptiles. *Annu. Rev. Physiol.* 39:449–471.
- Skadhauge, E. (1981) *Osmoregulation in Birds*. Berlin: Springer-Verlag. 203 pp.
- Smith, H. W. (1961) *From Fish to Philosopher*. Garden City, N.Y.: Doubleday.
- Somero, G. N. (1986) Protons, osmolytes, and fitness of internal milieu for protein function. *Am. J. Physiol.* 251:R197–R213.
- Somero, G. N., Osmond, C. B., and Bolis, C. L. (eds.) (1992) *Water and Life: Comparative Analysis of Water Relationships at the Organismic, Cellular, and Molecular Levels*. Berlin: Springer-Verlag. 371 pp.
- Strange, K. (ed.) (1994) *Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation*. Boca Raton, FL: CRC Press. 400 pp.
- Yancey, P. H., Clark, M. E., Hand, S. C., Bowlus, R. D., and Somero, G. N. (1982) Living with water stress: Evolution of osmolyte systems. *Science* 217:1214–1222.

No capítulo anterior, foi visto que os órgãos excretores desempenham papel importante na osmorregulação, ou seja, na manutenção das concentrações desejadas de água e solutos no organismo. Neste capítulo será discutido o funcionamento desses órgãos.

As funções de um órgão excretor estão associadas a um princípio básico: para a manutenção de um meio interno constante, qualquer material captado pelo organismo deve ser equilibrado pela remoção de igual quantidade de material, que por sua vez requer das funções excretoras uma capacidade variável, que pode ser ajustada para eliminar quantidades criteriosamente controladas de cada uma das diferentes substâncias existentes.

As principais funções dos sistemas excretores são:

1. Manutenção de *concentrações apropriadas de solutos*;
2. Manutenção de um *volume corpóreo* adequado (conteúdo hídrico);
3. Eliminação de *produtos metabólicos*;
4. Eliminação de *substâncias estranhas* ou de seus produtos metabólicos.

As duas primeiras funções são necessárias para a regulação osmótica e foram, repetidas vezes, comentadas no capítulo 8. Um dos principais produtos metabólicos finais, o dióxido de carbono, é eliminado essencialmente pelos órgãos respiratórios, e a maioria dos outros produtos são eliminados pelos órgãos excretores. As substâncias estranhas podem ser eliminadas sem alterações ou após modificações que as tornam inofensivas (desintoxicação) ou mais facilmente excretadas.

Há uma grande variedade de órgãos excretores e apesar da diversidade morfológica, os princípios básicos dos processos de excreção podem ser reduzidos a duas propriedades funcionais fundamentais, a *ultrafiltração* e o *transporte ativo*.

ÓRGÃOS EXCRETORES

Processos básicos

Existe uma variedade de órgãos excretores, porém, há teoricamente apenas dois processos básicos responsáveis pela formação do fluido excretado: a ultrafiltração e o transporte ativo.

Na *ultrafiltração*, a pressão força o fluido através de uma membrana semipermeável, que retém proteínas e grandes moléculas similares, mas permite a passagem de água e pequenos solutos moleculares, tais como sais, açúcares e aminoácidos (ver Apêndice E).

O *transporte ativo* é o movimento do soluto contra um gradiente eletroquímico, por processos que requerem o dispêndio de energia metabólica. Se o transporte ativo for direcionado do animal para a luz do órgão ou organela excretoras, é denominado *secreção ativa*, ao passo que o transporte ativo em sentido oposto, da luz para o animal, é referido como *reabsorção ativa*.

Nos órgãos excretoras, nos quais o fluido inicial é formado pela ultrafiltração, o mesmo é modificado à medida que passa pelos seus canais, determinadas substâncias são removidas do filtrado por meio de reabsorção ativa e outras são adicionadas ao ultrafiltrado por secreção ativa. Dessa maneira, o transporte ativo com frequência, se não sempre, sobrepõe-se ao sistema de filtração.

Tipos funcionais

A despeito da grande diversidade de estruturas morfológicas e localizações anatômicas, os órgãos excretoras podem ser classificados em um número relativamente pequeno de tipos funcionais. Alguns órgãos excretoras não são especializados e podem, de um modo geral, ser considerados como rins e o produto da excreção, urina. Outros, apresentam funções mais especializadas, nas quais realizam uma atividade específica. Alguns exemplos:

Órgãos excretoras não especializados

- Vacúolos contráteis de protozoários
- Nefrídios de invertebrados
- Túbulos de Malpighi de insetos
- Rins de vertebrados

Órgãos excretoras especializados

- Brânquias (crustáceos, peixes)
- Glândulas retais (elasmobrânquios)
- Glândulas de sal (répteis, aves)
- Fígado (vertebrados)
- Intestino (insetos)

O rim dos vertebrados é o órgão excretor não especializado mais bem conhecido. Ele vem sendo intensamente estudado e sua função é bem compreendida. O vacúolo contrátil é apenas uma parte de uma célula (ou seja, uma organela) e é tão pequeno que o estudo do fluido por ele produzido tem sido extremamente difícil, mas, no entanto, são conhecidos alguns dados acerca de sua função. Os túbulos de Malpighi dos insetos foram minuciosamente estudados em algumas espécies e são muito bem conhecidos.

Os órgãos excretoras de outros invertebrados, entretanto, são menos conhecidos, e dispomos apenas de idéias aproximadas a respeito do funcionamento deles. Em alguns, nem mesmo é conhecido se a etapa inicial na formação do fluido excretado é um processo de secreção ou ultrafiltração.

Vários órgãos excretoras especializados foram discutidos no capítulo precedente sobre regulação osmótica, entretanto, o fígado dos vertebrados não foi mencionado. Uma das funções excretoras do fígado se dá da seguinte forma: as hemácias que completaram seu intervalo normal de vida (em seres humanos, é em torno de 100 dias) são retiradas da circulação e degradadas; a porfirina da molécula da hemoglobina é transformada pelo fígado em compostos conhecidos como pigmentos biliares, que são excretados na bile, descarregados no intestino e por fim eliminados com as fezes. Assim, além das suas muitas outras funções, o fígado também é um órgão excretor especializado na excreção de porfirina. Também tem uma função importante no metabolismo e na desintoxicação de uma ampla variedade de substâncias estranhas, podendo desempenhar outras funções secundárias na excreção.

Classificação

A função de vários órgãos excretoras será mais facilmente discutida se estes forem, inicialmente, classificados em grupos ou tipos.* Os tipos principais e suas



distribuições no reino animal são aproximadamente as seguintes:

Nenhum demonstrado

Celenterados
Equinodermos

Vacúolos contráteis

Protozoários
Esponjas

Nefrídios

Protonefrídeo fechado
Platelmintos
Asquelmintos
Metanefrídio, extremidade aberta
Anelídeos
Nefrídio
Moluscos

Glândulas antenais (glândula verde)

Crustáceos

Túbulos de Malpighi

Insetos

Rins

Vertebrados

Nenhum órgão excretor específico foi identificado em celenterados e equinodermos, o que é curioso, pois os celenterados de água doce são nitidamente hipertônicos em relação ao meio e indubitavelmente ganham água por influxo osmótico, mas não é conhecido como eliminam o excesso de água. Os equinodermos, por outro

lado, não têm problema de osmorregulação, pois não são encontrados em água doce e as formas marinhas são sempre isosmóticas em relação à água do mar.

VACÚOLOS CONTRÁTEIS

Dois grupos de animais possuem vacúolos contráteis, os protozoários e as esponjas. Parece que todos os protozoários de água doce são providos de vacúolos contráteis. Não se sabe ao certo se todas as formas marinhas os possuem, porém, são observados em pelo menos alguns ciliados marinhos. A presença de vacúolos contráteis em esponjas de água doce, embora previamente incerta, foi confirmada sem qualquer sombra de dúvida.

Devido as formas de água doce serem sempre hiperosmóticas em relação ao meio em que vivem e suas superfícies permeáveis à água, tendem a inchar como resultado do influxo osmótico de água. Como consequência, devem continuamente expelir água; não necessitam unicamente eliminar o excesso de água, mas também repor os solutos perdidos, provavelmente pela captação ativa de sais do meio externo. As estimativas da permeabilidade à água de uma grande ameba *Chaos chaos* indicam que o influxo osmótico de água calculado está de acordo com o volume observado de fluido eliminado pelo vacúolo contrátil, confirmando assim a opinião amplamente aceita de que as principais funções do vacúolo contrátil são as regulações osmótica e de volume.

A observação microscópica de um vacúolo contrátil de um protozoário de água doce revela alterações cíclicas contínuas. Ele coleta fluido e gradualmente aumenta de volume, até atingir um tamanho crítico, quando então, expele repentinamente seu conteúdo e diminui de tamanho, após o que começa a avolumar-se novamente, repetindo o ciclo.

A luz do vacúolo contrátil de uma ameba é circundada por uma única membrana fina. Ao redor dela há uma camada espessa, o espongioma (0,5 a 2 μm de espessura) densamente apinhado de pequenas vesículas, cada uma com cerca de 0,02 a 0,2 μm de diâmetro. Ao redor dessa camada de vesículas, há uma camada de mitocôndrias, que provavelmente fornecem a energia necessária para o trabalho osmótico de produzir o conteúdo hipotônico do vacúolo. Nas micrografias eletrônicas, tem-se a im-

*Esse agrupamento funcional dos órgãos renais é amplamente usado, mas não está de acordo como agrupamento morfológico dos órgãos excretores proposto por Goodrich (1945), cuja classificação é baseada no fato de o órgão excretor ser derivado de um tubo que se desenvolve de fora para dentro (um *nefrídio*) ou de dentro (*celoma*) para fora (*celomoduto*). Os órgãos renais dos moluscos, artrópodes e vertebrados são derivados de celomodutos; os dos outros invertebrados (exceto protozoários, esponjas, celenterados e equinodermos) são nefrídios. Goodrich também reconhece uma variedade complexa de órgãos renais mistos. Os órgãos renais dos insetos, os *túbulos de Malpighi*, surgem da parte posterior do intestino e não se ajustam à classificação de Goodrich.

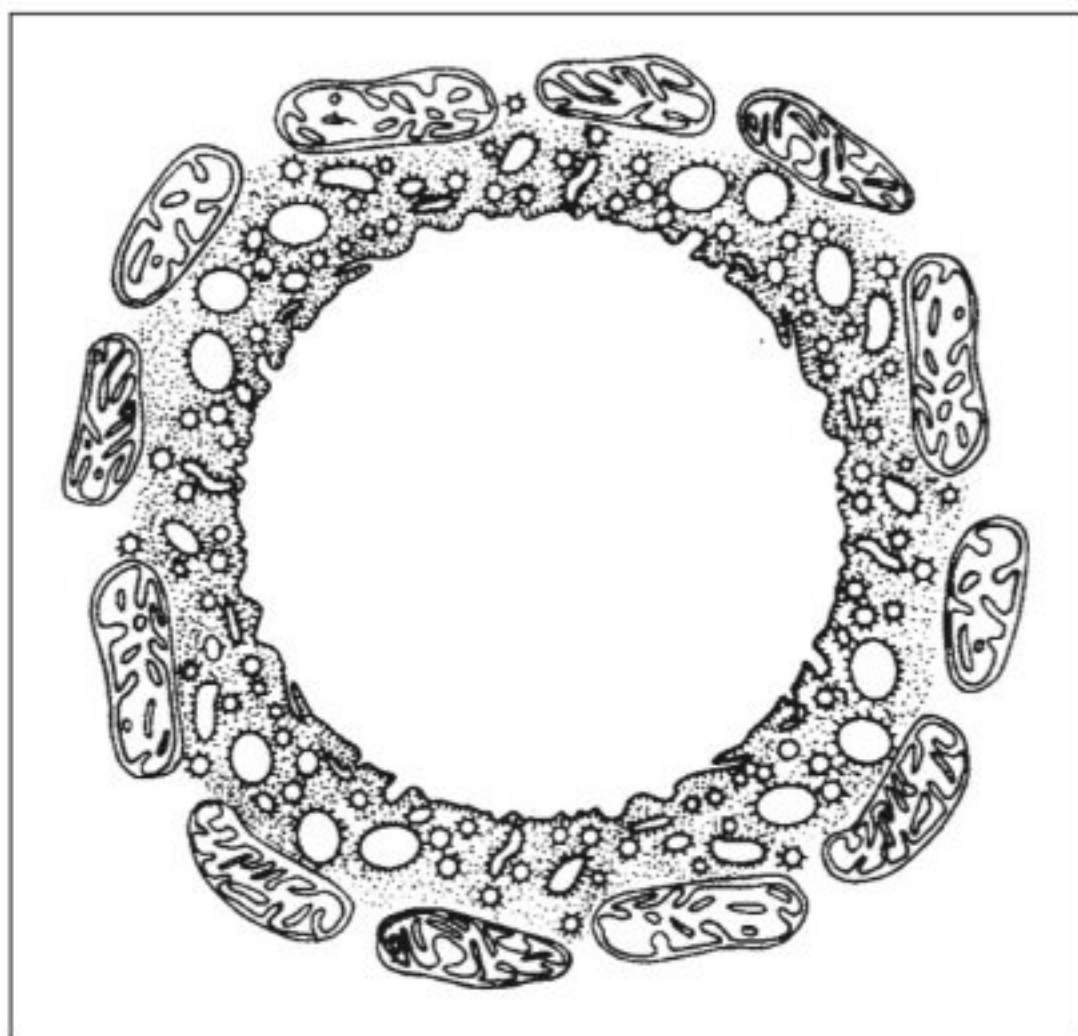


Fig. 9.1 O vacúolo contrátil da *Amoeba proteus* é envolto por uma membrana e circundado por uma camada de minúsculas vesículas que são preenchidas por fluido e que parecem esvaziar-se no vacúolo. Ao redor dessa estrutura, há uma camada de mitocôndrias, que provavelmente fornecem energia para o processo de secreção (baseado em Patterson, 1980).

pressão de que as pequenas vesículas esvaziam-se no vacúolo contrátil por meio da fusão de suas membranas (Fig. 9.1).

A função do complexo do vacúolo contrátil na regulação osmótica foi bem demonstrada na ameba eurialina, *Amoeba lacerata*. Ela é originariamente um organismo de água doce, porém, exibe uma grande tolerância a sais e pode eventualmente se adaptar à água do mar a 50%. A taxa de esvaziamento do vacúolo contrátil dessa ameba, quando adaptada a várias concentrações salinas, varia inversamente com a concentração osmótica do meio (Fig. 9.2).

Evidentemente, o complexo do vacúolo contrátil funciona para eliminar a água tão logo ela entre por influxo osmótico, pois à medida que aumenta a concentração do meio, diminui a quantidade de água que entra. Em um habitat marinho, onde as concentrações osmóticas interna e externa devem ser admitidas como

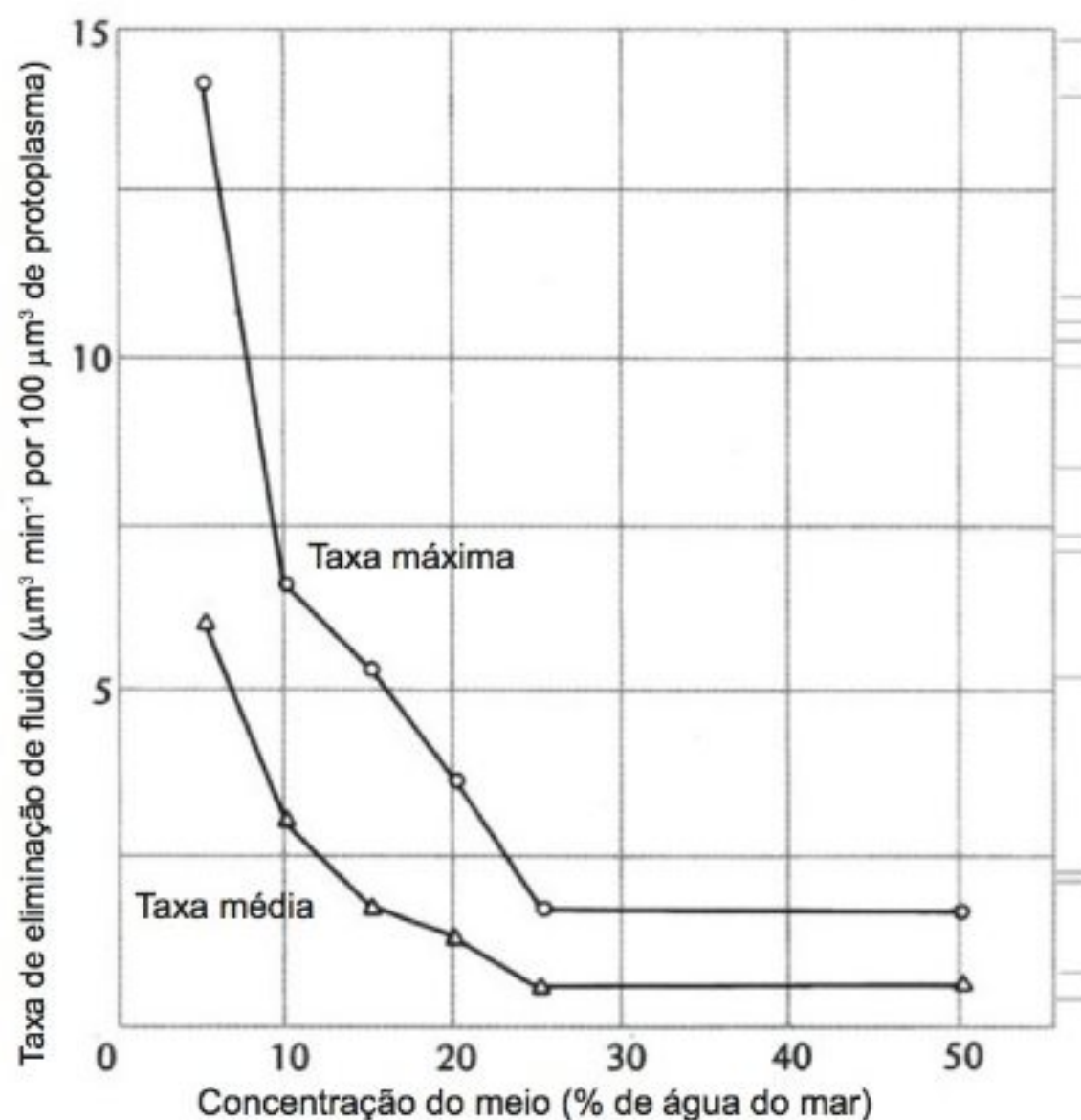


Fig. 9.2 Taxa de eliminação de fluido pelo vacúolo contrátil da *Amoeba lacerata* em relação à concentração do meio. As amebas foram testadas na solução em que foram criadas (Hopkins, 1946).

aproximadamente iguais, os vacúolos contráteis (nos organismos em que foram observados) esvaziam-se a uma taxa muito baixa. Nesses casos, deve-se admitir que não são primordialmente organelas de osmorregulação, mas executam outras funções excretoras.

Se a função primária do vacúolo contrátil de protozoários de água doce é eliminar água, o conteúdo do vacúolo deve ser hipotônico em relação ao restante da célula, sendo esse exatamente o caso. Amostras diminutas do fluido coletadas do vacúolo contrátil apresentam uma concentração osmótica menor que a metade da concentração do citoplasma, porém várias vezes superior à do meio circundante (B. Schmidt-Nielsen e Schrauger, 1963).

O vacúolo contrátil consegue eliminar um fluido hipotônico e serve para remover água. No entanto, devido ao fluido expelido possuir uma concentração osmótica superior à do meio, os solutos são continua-

Tabela 9.1 Concentrações de solutos no citoplasma e no vacúolo contrátil de uma ameba de água doce. O volume médio do vacúolo ficou em torno de 0,2 nl (Riddick, 1968).

Concentração	Meio	Citoplasma	Vacúolo	Proporção: vacúolo/citoplasma
Osmótica (mOsm litro ⁻¹)	<2	117	51	0,44
Na ⁺ (mmol litro ⁻¹)	0,2	0,60	19,9	33
K ⁺ (mmol litro ⁻¹)	0,1	31	4,6	0,15

mente perdidos. É, portanto, necessário postular que a ameba consiga captar os solutos necessários diretamente do meio, provavelmente por transporte ativo.

De que maneira o vacúolo aumenta de volume e ao mesmo tempo contém um fluido menos concentrado que o citoplasma? Tal fato poderia ser explicado de diversas formas, sendo que uma é o transporte ativo de água para o vacúolo. Entretanto, por várias razões, essa é uma hipótese improvável. Uma outra alternativa é que o vacúolo originalmente contém um fluido isotônico do qual são removidas substâncias osmoticamente ativas, antes que ele seja expelido para a superfície. Essa proposição é contrária à observação de que a concentração do fluido é hipotônica e relativamente constante em sua composição durante a expansão do vacúolo.

As informações acerca da composição do fluido do vacúolo permitem que seja proposto um terceiro mecanismo. A tabela 9.1 demonstra que a concentração osmótica do fluido do vacúolo é cerca de metade da do citoplasma, porém, mais de 25 vezes a do meio circundante. A concentração de sódio no fluido do vacúolo é relativamente elevada – de fato, 33 vezes superior à concentração citoplasmática. A concentração de potássio no fluido do vacúolo, por outro lado, é relativamente baixa, e substancialmente inferior à sua concentração no citoplasma. O total de sódio e potássio no fluido do vacúolo é de aproximadamente 25 mmol por litro e se o ânion for o cloro, ele será responsável por quase toda a concentração osmótica do fluido (51 mOsm por litro).

O mecanismo mais provável para a formação do vacúolo contrátil é o descrito a seguir. As pequenas ve-

sículas que o circundam são inicialmente preenchidas com um fluido isotônico em relação ao citoplasma. Elas então bombeiam sódio nesse fluido por transporte ativo, de um modo que a retirada de potássio exceda o acúmulo de sódio. A membrana das vesículas deve ser relativamente impermeável à água para permitir a formação de um fluido vesicular hipotônico em relação ao citoplasma.

Se as vesículas hipotônicas fundirem-se e desembocarem no vacúolo contrátil, como indicado pelas micrografias eletrônicas, este se tornará um receptáculo para o fluido produzido pelas vesículas, sendo que a energia necessária para o trabalho osmótico é fornecida pela camada de mitocôndrias adjacente às vesículas. Como o sódio é continuamente perdido pela atividade do vacúolo contrátil, devemos admitir que ele seja repostado pela captação ativa junto à superfície da célula (Riddick, 1968).

Podemos resumir as provas de que os vacúolos contráteis eliminam água para compensar o influxo osmótico de água da seguinte maneira: (1) os vacúolos contráteis estão universalmente presentes em organismos de água doce e muitas vezes ausentes nas formas marinhas; (2) os vacúolos contráteis são observados principalmente em organismos que não possuem paredes celulares externas rígidas e, por esse motivo, incham devido ao influxo de água; (3) o débito vacuolar diminui quando a concentração osmótica do meio é aumentada, reduzindo, conseqüentemente, o influxo de água; (4) a atividade dos vacúolos contráteis é reduzida por inibidores metabólicos. Na ausência de novas evidências, podemos seguramente manter essa interpretação.

ÓRGÃOS EXCRETORES DOS INVERTEBRADOS

Protonefrídios e metanefrídios

Os verdadeiros órgãos excretores são observados apenas nos filos animais que apresentam simetria bilateral. O tipo mais comum, universalmente distribuído entre os invertebrados, é um tubo simples ou ramificado, que tem acesso ao meio externo por meio de um poro (poro do nefrídio). Há dois tipos principais: o *protonefrídeo*, cuja extremidade interna é fechada e termina em fundo cego, e o *metanefrídeo*, que faz conexão com a cavidade do corpo por meio de uma estrutura em forma de funil denominada nefridióstoma ou nefróstoma.

Os protonefrídios estão presentes principalmente em animais que não possuem uma verdadeira cavidade do corpo (celoma). Um animal pode ter dois ou mais protonefrídios, que são geralmente extremamente ramificados. As extremidades fechadas terminam em estruturas bulhares dilatadas, cada uma com o interior vazio, contendo um ou vários cílios longos (Fig. 9.3). Se existir um único cílio, a célula terminal é denominada *solenócito*; se (geralmente várias dúzias) os cílios que se projetam na luz do órgão forem numerosos, a estrutura é denominada *célula flama*, pois o tufo de cílios, quando ondula, assemelha-se à chama tremeluzente de uma vela. Não há informações a respeito de diferenças funcionais entre as células flama e os solenócitos.

Os *metanefrídios* são caracteristicamente não-ramificados e suas extremidades internas desembocam, através de funis, na cavidade celômica. São observados somente em animais celomados, mas o inverso não é verdadeiro; alguns animais celomados têm protonefrídios, que são característicos de animais acelomados e pseudocelomados (Fig. 9.4).

A função do metanefrídio (muitas vezes denominado simplesmente nefrídio) é razoavelmente clara, principalmente devido aos estudos realizados por J. A. Ramsay, que conseguiu coletar amostras diminutas de fluido de diversas partes do nefrídio da minhoca. Os resultados corroboraram com a seguinte observação.

O fluido do celoma escoia no nefrídio através de um nefróstoma em forma de funil e à medida que percorre as alças extremamente convolutas do ducto, sua composição é modificada. Originalmente, ao entrar no nefrídio, o fluido é isotônico, porém, o sal é retirado nas porções

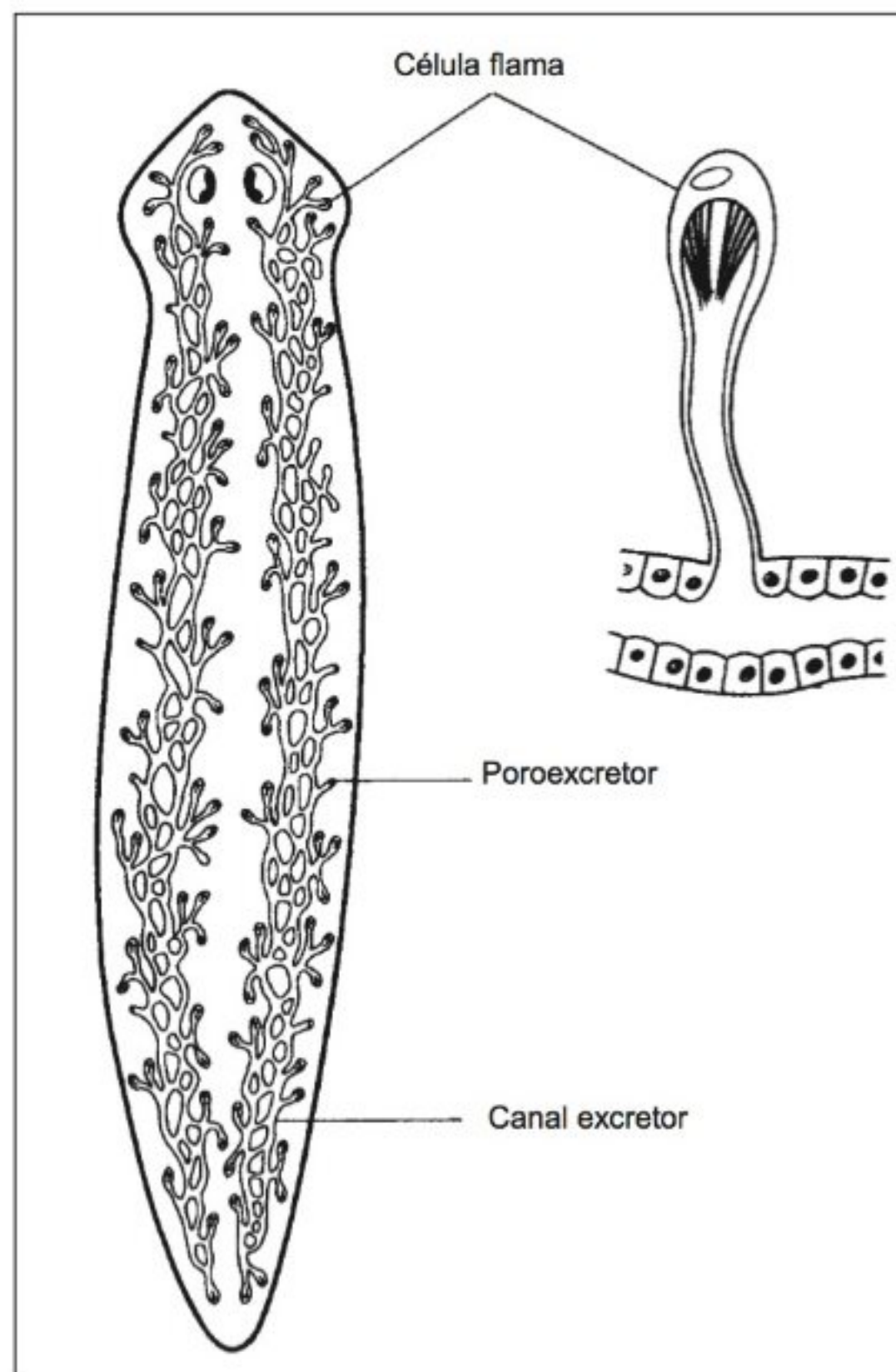


Fig. 9.3 O sistema excretor de uma planária é intensamente ramificado. O fluido excretado é inicialmente formado nos solenócitos ou células flama e a seguir transferido para os ductos dos nefrídios, sendo expelido pelos poros excretores.

terminais do órgão e uma urina diluída é expelida (Ramsay, 1949). (A importância da urina diluída para a osmorregulação de uma minhoca foi discutida no capítulo 8.) O metanefrídio, portanto, funciona como um rim de filtração-reabsorção, no qual um fluido inicial é formado por ultrafiltração e modificado à medida que percorre o túbulo urinário.

O modo como o protonefrídio funciona é mais incerto, pois se tem admitido que a extremidade fechada não é uma estrutura adequada para a ultrafiltração. Além disso, a extremidade fechada está localizada em um

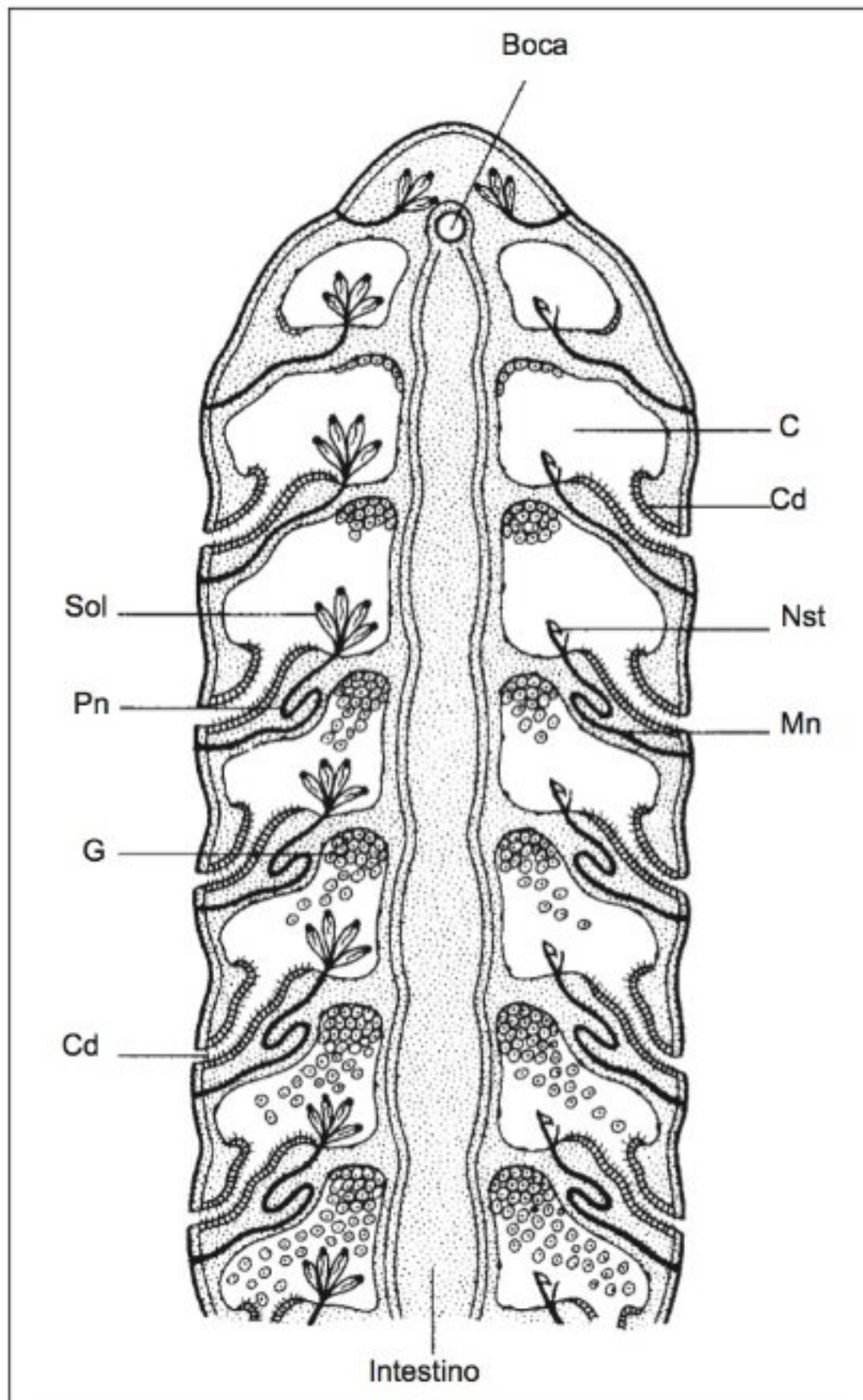


Fig. 9.4 Diagrama da extremidade frontal de um anelídeo primitivo, em secção longitudinal, revelando as relações dos nefrídios e celomoductos com as cavidades celômicas (C). À esquerda, os protonefrídios (Pn) com solenócitos (Sol); à direita, os metanefrídios (Mn) com os nefróstomos em forma de funil (Nst). Os produtos das gônadas (G) esvaziam-se, através dos celomoductos (Cd), no nefróstomo (Goodrich, 1945).

tecido entre as células do corpo e não em contato com o fluido celômico, como no caso dos metanefrídios. A função dos solenócitos e das células flamas é obscura, embora tenha sido sugerido que o batimento constante delas poderia produzir pressão negativa suficiente para propiciar a ultrafiltração. Evidências diretas para essa hipótese podem ser difíceis de se obter, devido ao pequeno tamanho dessas estruturas.

Há prova, entretanto, de que o protonefrídio de um rotífero, *Asplanchna*, funciona baseado na filtração e na reabsorção. Seus fluidos corpóreos são hipertônicos em relação ao meio e ele produz uma urina diluída; se o animal for transferido para um meio mais diluído, ocorrerá formação de uma urina mais diluída, o que demonstra, no mínimo, que o protonefrídio está envolvido na osmorregulação e excreção de água (Braun e col. 1966).

A questão mais importante com respeito ao protonefrídio é se ocorre ultrafiltração. O método comumente aceito para a demonstração da existência de ultrafiltração consiste em injetar a substância inulina no organismo e verificar se ela surge na urina. A inulina (que será discutida adiante, juntamente com o rim dos vertebrados) é um polissacarídeo solúvel, com um peso molecular em torno de 5.000. Ela não é metabolizada pelo organismo e aparece na urina unicamente se ocorrer filtração. Não é nunca excretada por transporte celular ou secreção, pois é inerte a todos os processos de transporte ativo conhecidos.

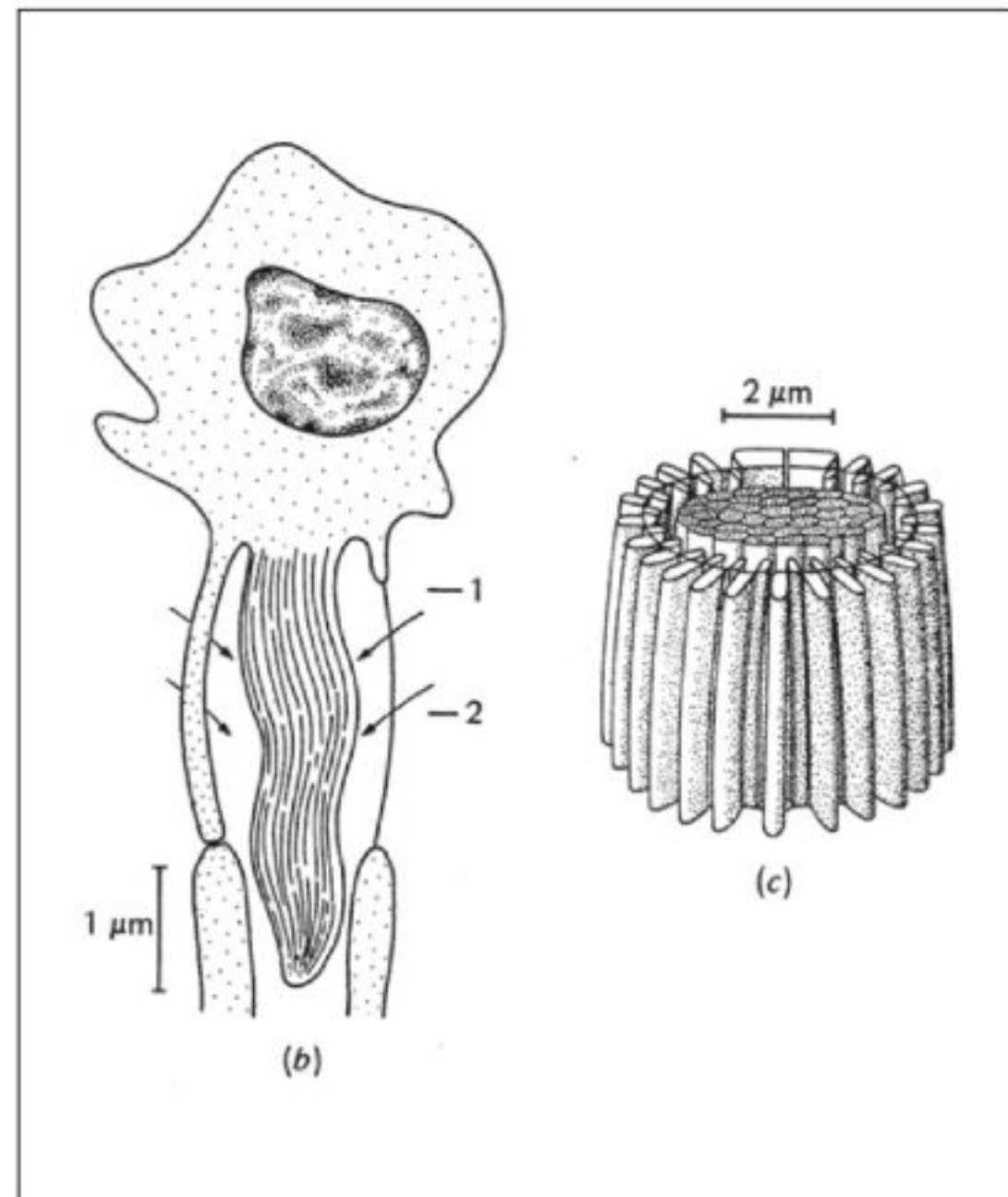
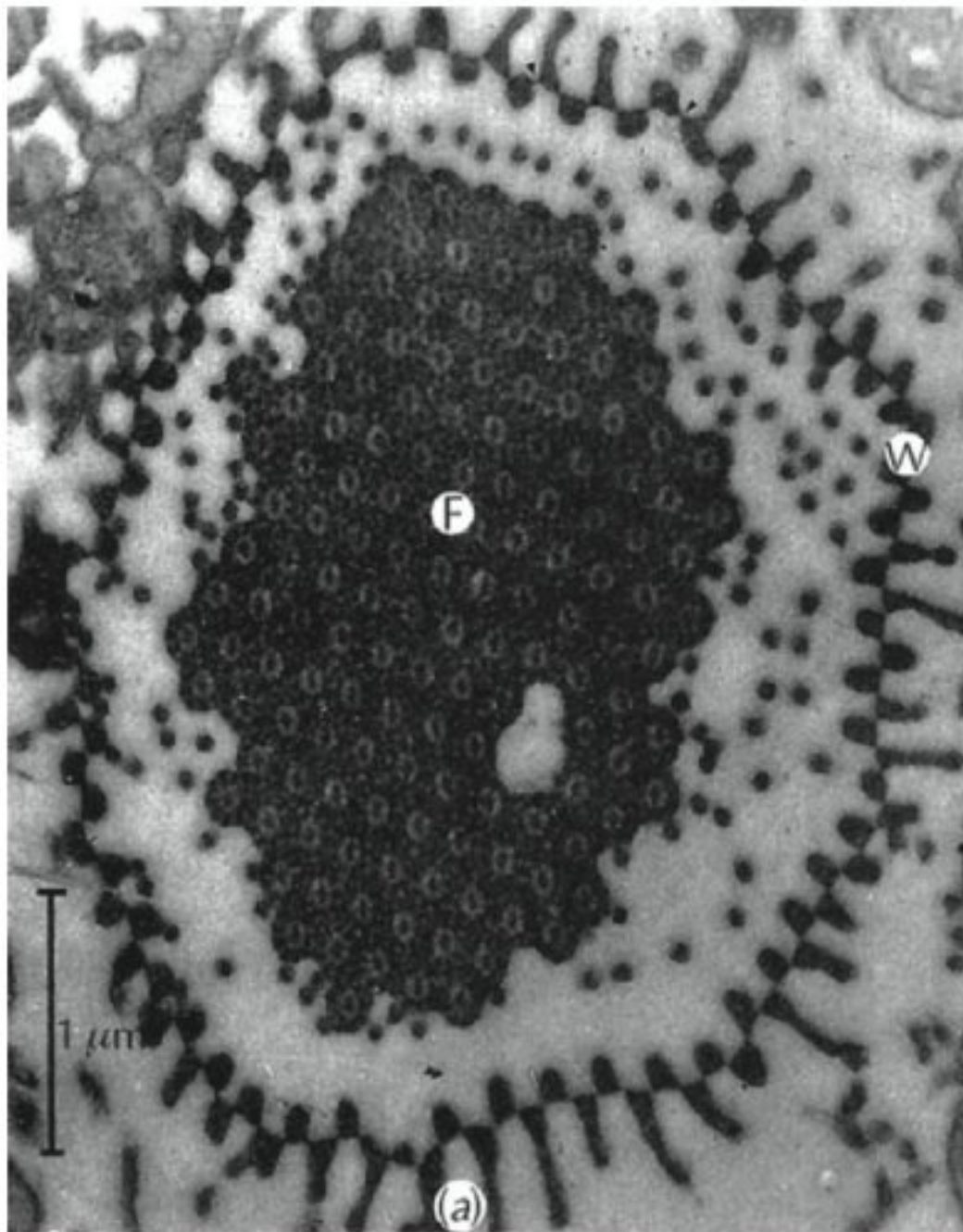
Quando injetada em *Asplanchna*, a inulina aparece na urina, o que sugere um processo de filtração. Além do mais, a concentração de inulina na urina desse animal é superior à do corpo, indicando que a água foi reabsorvida antes de a urina ser liberada para o meio externo. A parede da célula flama da *Asplanchna* é extremamente delgada e parece apropriada para a ultrafiltração (Pontin, 1964).

É evidente que outros protonefrídios poderiam funcionar de modo diferente, mas visto que na *Asplanchna* há uma filtração inicial, a necessidade de distinção funcional dos diversos tipos de nefrídios parece menos importante.

O rim dos moluscos

Os principais grupos de moluscos são os cefalópodos (polvo e lula), bivalves (mexilhão, etc.) e gastrópodos (caracóis). Polvos e lulas são estritamente marinhos, mas os bivalves e caracóis estão presentes tanto no mar como na água doce, sendo que entre os caracóis também estão incluídas espécies terrestres.

A função renal foi estudada em representantes de todos esses grupos. Em todos, um fluido inicial é formado por ultrafiltração do sangue. Esse fluido contém os mesmos solutos presentes no sangue, exceto as proteínas,



CÉLULA FLAMA Célula flama do órgão excretor de uma fascíola hepática larvária (*Fasciola hepatica*). A fotografia (a) mostra, em secção transversal, que a flama (F) é um feixe de cílios densamente comprimido. Como também está indicado nos desenhos (b e c), a flama é circundada por uma parede fina (W) de bastões, semelhantes a colunas. A urina inicial é provavelmente formada por ultrafiltração através da parede. (Cortesia de G. Kümmel, Freie Universität Berlin.)

em concentrações praticamente idênticas.* Como consequência, o ultrafiltrado contém não somente substâncias a serem excretadas, mas também substâncias de valor, como glicose e aminoácidos. Seria um desperdício muito grande eliminar esse ultrafiltrado para o meio externo, caso essas substâncias de valor não fossem reabsorvidas antes da eliminação do fluido urinário.

Além da ultrafiltração seguida por reabsorção seletiva, há também uma secreção ativa de certas substâncias, que são adicionadas ao fluido urinário, em porções

específicas do rim. Dois compostos, que são secretados ativamente em uma ampla variedade de rins (incluindo os rins dos vertebrados) são o *ácido paraminoipúrico* (geralmente abreviado por PAH) e o corante *vermelho-fenol* (fenolsulfonaftaleína). O vermelho-fenol tem a vantagem de que sua presença é prontamente verificada pela coloração e sua concentração facilmente medida. O vermelho-fenol e o PAH serão abordados novamente na discussão a respeito do rim dos vertebrados, devido à importância dessas substâncias na demonstração de processos secretores.

Um aspecto da excreção dos moluscos parece bastante peculiar. O funcionamento dos dois rins nem sempre é idêntico. Por exemplo, a informação seguinte refere-se ao abalone, *Haliotis*. Os rins realizam uma

* As pequenas diferenças de concentração entre o sangue e o ultrafiltrado são atribuíveis ao efeito Donnan das proteínas do sangue (ver Apêndice E).

ultrafiltração inicial, pois a inulina aparece na urina de ambos e sua concentração é a mesma que a do sangue, do fluido pericárdico e da urina final de ambos os rins. Isso indica que o volume urinário é igual ao volume filtrado e que a água não é reabsorvida em quantidade considerável.

Um animal marinho, que é isotônico em relação ao mar, não apresenta maiores problemas para a regulação hídrica; portanto, é razoável que não reabsorva água no rim. Contudo, deve regular sua composição iônica e excretar seus produtos metabólicos, e nesse particular os dois rins do abalone são funcionalmente diferentes, pois o PAH e o vermelho-fenol são ativamente secretados principalmente pelo rim direito, enquanto a reabsorção da glicose parece ocorrer principalmente no rim esquerdo (Harrison, 1962).

A glândula antenal dos crustáceos

O órgão renal dos crustáceos é a *glândula antenal* ou *glândula verde*. As glândulas pareadas estão localizadas na cabeça, cada uma consistindo de uma bolsa inicial, um longo túbulo excretor espiralado e uma bexiga. A abertura é um poro excretor próximo à base das antenas, e daí o nome, glândula antenal.

A urina é formada na glândula antenal por filtração e reabsorção, com a adição da secreção tubular. A ultrafiltração pode ser demonstrada pela injeção de inulina, que aparece na urina. A lagosta, um típico animal marinho, produz urina com a mesma concentração de inulina que o sangue (isto é, a razão da concentração urina/sangue é de 1), o que demonstra que a água não é reabsorvida. O PAH e o vermelho-fenol injetados são observados em concentrações maiores na urina que no sangue, revelando serem secretados na urina, e que, além do processo de filtração-reabsorção, a secreção está envolvida na formação de urina (Burger, 1957).

Ao contrário da lagosta, o caranguejo comum da praia *Carcinus* reabsorve água do ultrafiltrado. Ele é um bom osmorregulador e consegue penetrar em água salobra. A concentração de inulina em sua urina pode exceder em muitas vezes a do sangue e isso deve ser resultante da reabsorção de água do filtrado inicial. A explicação mais provável para a movimentação de água é a reabsorção ativa do sódio, seguida pela reabsorção passiva de água. O resultado é uma urina com uma concentração de sódio inferior à do sangue,

de valor evidente para um animal que penetra em um meio diluído, no qual terá dificuldades em manter altas concentrações no sangue.

Em crustáceos marinhos, a glândula antenal serve para reter potássio e cálcio e para eliminar magnésio e sulfato. A concentração urinária de magnésio varia muito, mas tende a aumentar substancialmente quando os caranguejos são transferidos para água do mar mais concentrada. Parece que o magnésio é ativamente transportado para a urina, enquanto ela se encontra na bexiga, e sua concentração aumenta com o tempo em que a urina é mantida na bexiga. Isso pode explicar as grandes variações na concentração urinária de magnésio e as dificuldades na demonstração de uma relação estreita em relação às concentrações do meio externo (Gross e Capen, 1966).

Uma comparação entre o anfípodo de água doce, *Gammarus pulex*, e um parente próximo, o *Gammarus duebeni* de água doce, revela uma diferença interessante. O *G. pulex* de água doce produz uma urina que é muito diluída e pode até mesmo ser mais diluída que o meio (Fig. 9.5). Isso significa que o animal consegue eliminar rapidamente a água em excesso que entra devido ao influxo osmótico. A espécie de água salobra, *G. duebeni*, consegue também tolerar a água doce, mas sua concentração urinária está próxima à concentração sangüínea. Esse animal é incapaz de formar uma urina muito diluída, o que significa que necessita despende mais energia para compensar a perda urinária de solutos. Em água doce, essa espécie sobrevive, porém, é incapaz de competir, com êxito, com *G. pulex*.

Os túbulos de Malpighi dos insetos

Para muitos dos órgãos excretores de invertebrados, ainda não está resolvida a questão da formação inicial de urina por ultrafiltração. Para os órgãos excretores dos insetos, entretanto, a resposta parece ser inequivocamente negativa, sendo que essa conclusão é sustentada pelo fato de que a inulina, considerada o indicador de ultrafiltração mais confiável, quando injetada em um inseto, não aparece na urina, significando desse modo a ausência de ultrafiltração (Ramsay e Riegel, 1961). Como, então, é formada a urina dos insetos?

O sistema excretor dos insetos consiste de túbulos, conhecidos como *túbulos de Malpighi*, que estão presentes em número de dois até várias centenas. Cada

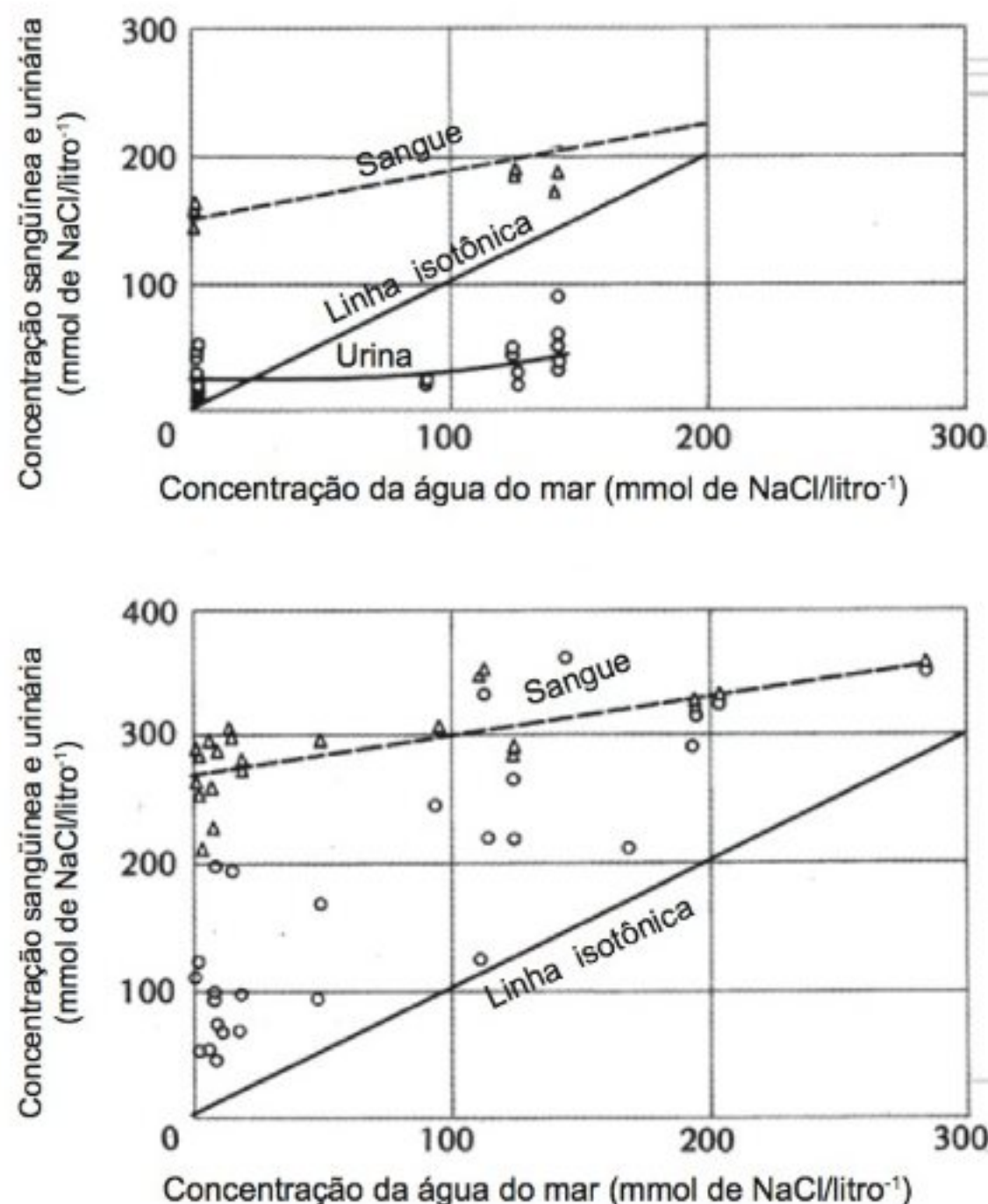


Fig. 9.5 Relação entre as concentrações do sangue, urina e meio em duas espécies de anfípodos. Acima: a espécie de água doce, *Gammarus pulex*, consegue formar urina altamente diluída. Abaixo: a espécie de água salobra estreitamente relacionada, *G. duebeni*, é incapaz de produzir urina mais diluída que o meio. Triângulos = concentração sangüínea; círculos = concentração urinária (Lockwood, 1961).

túbulo desemboca no intestino, entre as porções média e posterior; a outra extremidade termina em fundo cego e, na maioria dos insetos, situa-se na hemocela (Fig. 9.6). Alguns insetos, entretanto, notadamente os besouros que se alimentam de substâncias secas (p. ex., a larva da farinha, *Tenebrio*) apresentam um arranjo especial

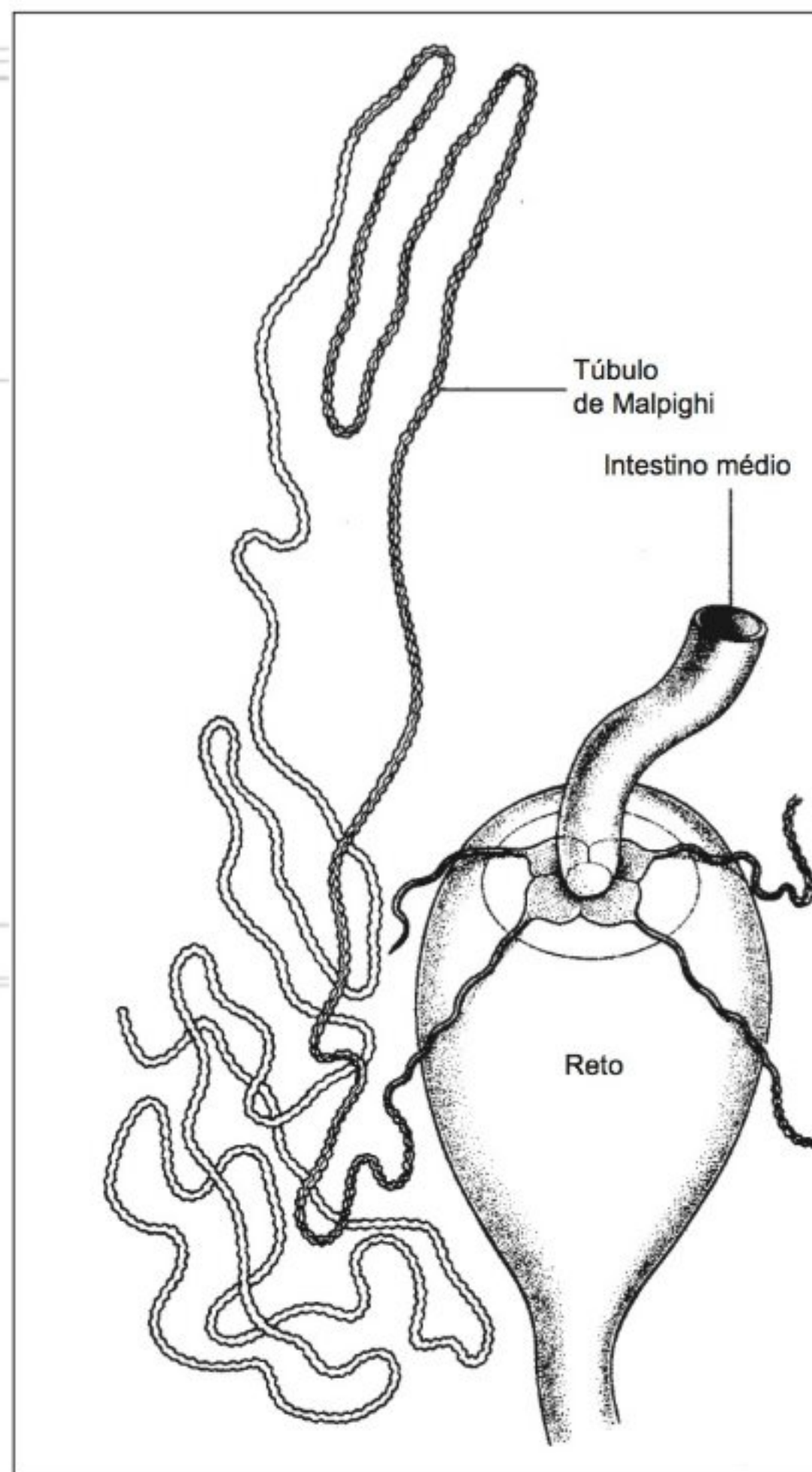


Fig. 9.6 Sistema excretor do percevejo *Rhodnius*. É mostrado, por completo, apenas um dos quatro túbulos de Malpighi, que apresenta duas partes distintas, a superior e a inferior. Eles se esvaziam no reto, na junção com a porção média do intestino (Wigglesworth, 1931).

associado a uma extraordinária capacidade de retirar água do excremento. Nesses, a extremidade em fundo cego do túbulo encontra-se em última associação com o reto, sendo toda a estrutura circundada por uma membrana (*membrana perirretal*). O espaço formado por essa membrana é preenchido por um fluido (*fluido periretal*),

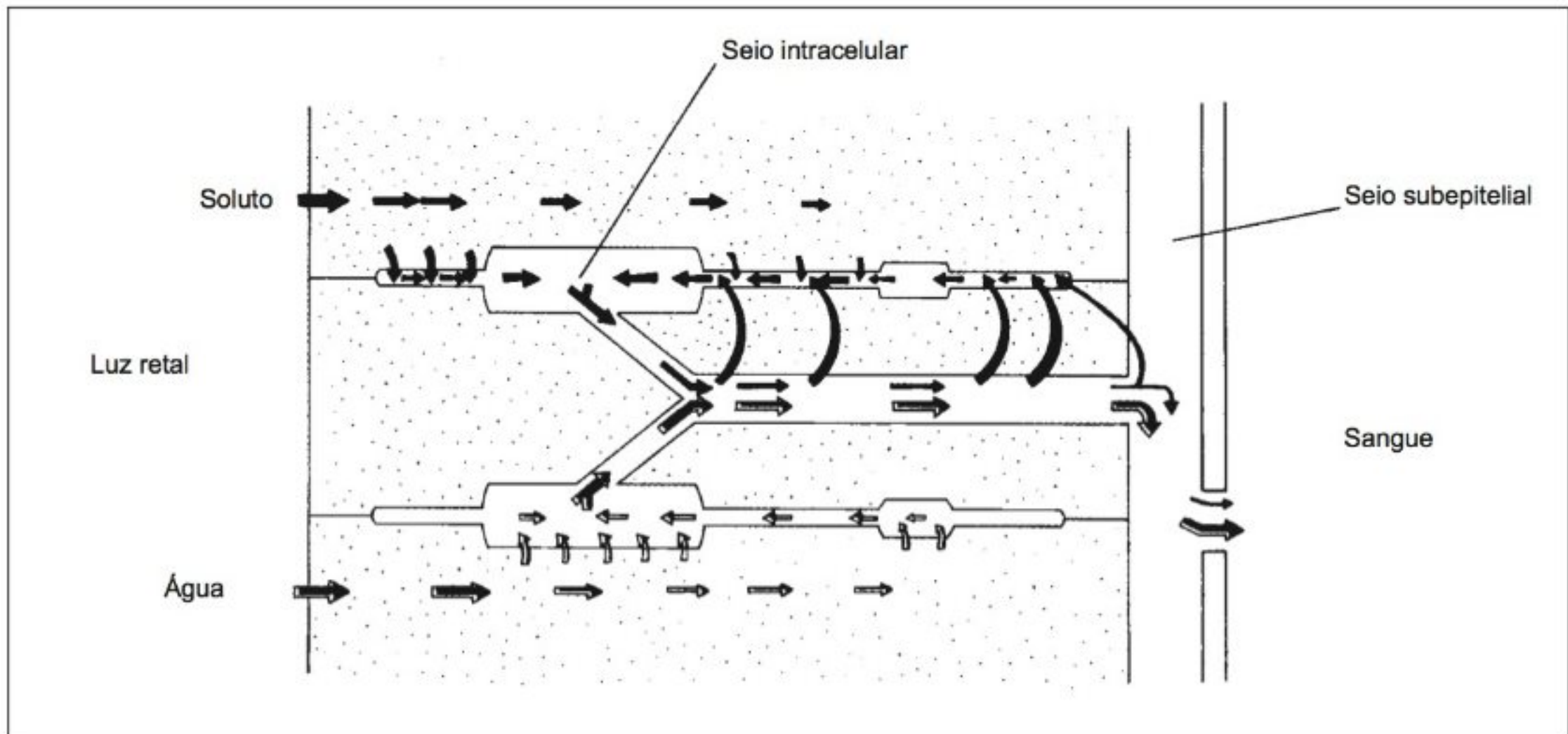


Fig. 9.7 Modelo do movimento de fluido pela parede retal da barata *Periplaneta americana*. O movimento do soluto está indicado por setas pretas, o da água, por setas vazadas. Suas indicações em separado é para fins de clareza, embora ambas estejam presentes no mesmo seio intracelular. O soluto é bombeado ativamente para dentro do seio intracelular, da luz retal e do fluido que circula pelo seio subepitelial. Uma alta concentração osmótica no seio intracelular provoca a entrada osmótica de água, resultando em um fluxo volumoso de água e de solutos em direção ao seio subepitelial. O sistema é semelhante ao modelo dos três compartimentos de Curran (Fig. 8.14) (Oschman e Wall, 1969).

que circunda o túbulo de Malpighi e o epitélio retal, mas é separado da hemolinfa.

O túbulo de Malpighi funciona da seguinte maneira. O potássio é ativamente secretado para a luz do túbulo e a água segue passivamente devido às forças osmóticas, resultando na formação de uma abundante quantidade de fluido rico em potássio no túbulo. Esse fluido é isotônico em relação ao sangue, mas tem uma composição bastante diferente, que contrasta de forma surpreendente com o rim dos mamíferos, no qual o fluido urinário inicial é um ultrafiltrado do plasma sangüíneo.

Dentro do túbulo de Malpighi ocorre a modificação do fluido por processos secretórios, bem como reabsorptivos, e a seguir, há a passagem do fluido para o intestino posterior, onde os solutos e grande parte da água são reabsorvidos, ocorrendo a precipitação de ácido úrico (que faz parte do fluido na forma de urato de potássio hidrossolúvel). Isso facilita a subsequente retirada de

água, pois o ácido úrico precipitado não contribui para a atividade osmótica do conteúdo retal. Finalmente, o conteúdo remanescente no reto é expelido como urina misturada às fezes.

Um inseto que subsiste de vegetais frescos ingere alimentos com um alto conteúdo de água e excreta uma quantidade abundante de urina líquida. Um que vive à base de alimentos secos, consegue produzir fezes muito secas e, portanto, consegue, virtualmente, não perder água pelas fezes e urina. A larva do besouro da farinha (*Tenebrio molitor*) é um bom exemplo, porque passa todo o seu ciclo de vida na farinha seca e ainda dispõe de toda água que lhe é necessária.

A larva da farinha possui a membrana perirretal característica descrita acima e pode produzir fezes tão secas que absorvem água do ar, a uma umidade relativa de 90% (Ramsay, 1964). A seguir, será explicado o mecanismo de retirada de água. A concentração osmó-

tica do fluido no espaço perirretal pode ser muito alta e a depressão do seu ponto de congelamento (ΔT) pode chegar a 8°C. Isso é muito maior que a concentração na hemolinfa ($\Delta T = 0,7$ a 1,4°C). A diferença é mais pronunciada se a larva da farinha for mantida a uma umidade especialmente baixa.

O complexo retal da larva da farinha poderia funcionar de duas maneiras: (1) transporte ativo de água da luz do complexo retal para a hemolinfa ou (2) transporte ativo de um soluto (provavelmente cloreto de potássio) da hemolinfa para o espaço perirretal. Uma alta concentração nesse espaço, por sua vez, é responsável pela retirada osmótica de água da luz do reto.

A segunda alternativa para a reabsorção de água é, em princípio, a mesma da teoria dos três compartimentos de Curran para o transporte de fluidos (Cap. 8). O estudo de baratas proporcionou suporte adicional à essa hipótese. Quando é fornecida água para as baratas, elas excretam uma urina diluída; se houver privação de água, produzem bolinhas fecais secas e o conteúdo retal se apresentará altamente hiperosmótico em relação à hemolinfa. Uma análise detalhada das concentrações osmóticas no complexo retal sugere o mecanismo para a reabsorção de água apresentado de forma esquemática na figura 9.7.

Concluindo, parece que (1) o sistema excretor dos insetos funciona sem ocorrer ultrafiltração inicial, (2) baseia-se em uma secreção primária de potássio nos túbulos de Malpighi, seguida do movimento passivo de água, e (3) a água, assim como os solutos, é retirada no intestino posterior e complexo retal. Há evidências de que o movimento de água está baseado no transporte primário de soluto.

RINS DE VERTEBRADOS

Os rins de todos os vertebrados – peixes, anfíbios, aves e mamíferos – são similares, pois funcionam sob o *princípio de filtração-reabsorção*, com adição da secreção tubular. Alguns peixes teleósteos diferem desse padrão geral, não exibem o mecanismo de ultrafiltração e dependem inteiramente de um rim do tipo secretor.

Quais são as vantagens e desvantagens de um mecanismo de filtração? O ultrafiltrado inicial con-

têm todos os compostos presentes no sangue, exceto substâncias de grande tamanho molecular, como as proteínas. Muitos dos compostos filtrados são de valor e não devem ser perdidos. Por essa razão, os mecanismos de reabsorção devem existir de forma que compostos como glicose, aminoácidos e vitaminas sejam conservados.

Um rim de filtração-reabsorção consegue processar grandes volumes de fluido e geralmente mais de 99% do volume filtrado é reabsorvido e menos de 1% é excretado, como urina. Pareceria mais vantajoso haver um rim que funcionasse unicamente por secreção tubular, pois economizaria muito do trabalho de reabsorção. Sabemos que tal solução é possível do ponto de vista evolutivo, pois alguns peixes teleósteos vivem assim, e como foi visto, o rim dos insetos também não realiza a ultrafiltração.

Ademais, há uma consequência única e importante da ultrafiltração: qualquer substância que tenha sido filtrada continua na urina, a menos que seja reabsorvida. Um organismo frente a “novas” substâncias a serem excretadas consegue, com o auxílio de um rim de filtração, eliminá-las sem a necessidade de desenvolver um mecanismo secretor especializado para cada nova substância com a qual se depara. Isso proporciona ao organismo muito mais liberdade para explorar novos ambientes, alterar hábitos alimentares e assim por diante. Nesse sentido, um rim secretor é muito mais restrito. Nos vertebrados, os rins do tipo secretor ocorrem essencialmente em alguns peixes marinhos que vivem em um ambiente estável e “conservativo”, o que vai de encontro ao ponto de vista exposto.

Todos vertebrados podem produzir uma urina isotônica ou hipotônica em relação ao sangue, mas somente as aves e mamíferos conseguem produzir uma urina mais concentrada que os fluidos corpóreos. Em água doce, a urina diluída serve para expelir o excesso de água, ao passo que os solutos são conservados. Os animais no mar não podem lançar mão de uma urina diluída ou isotônica para eliminar o excesso de sal e para isso possuem órgãos acessórios para a excreção de sal, p. ex., brânquias, glândulas retais e de sal.

Os mamíferos marinhos possuem rins com uma excepcional capacidade de concentração e resolvem seus problemas de sal pela excreção renal. Para os mamíferos terrestres, a capacidade de produzir urina concentrada é

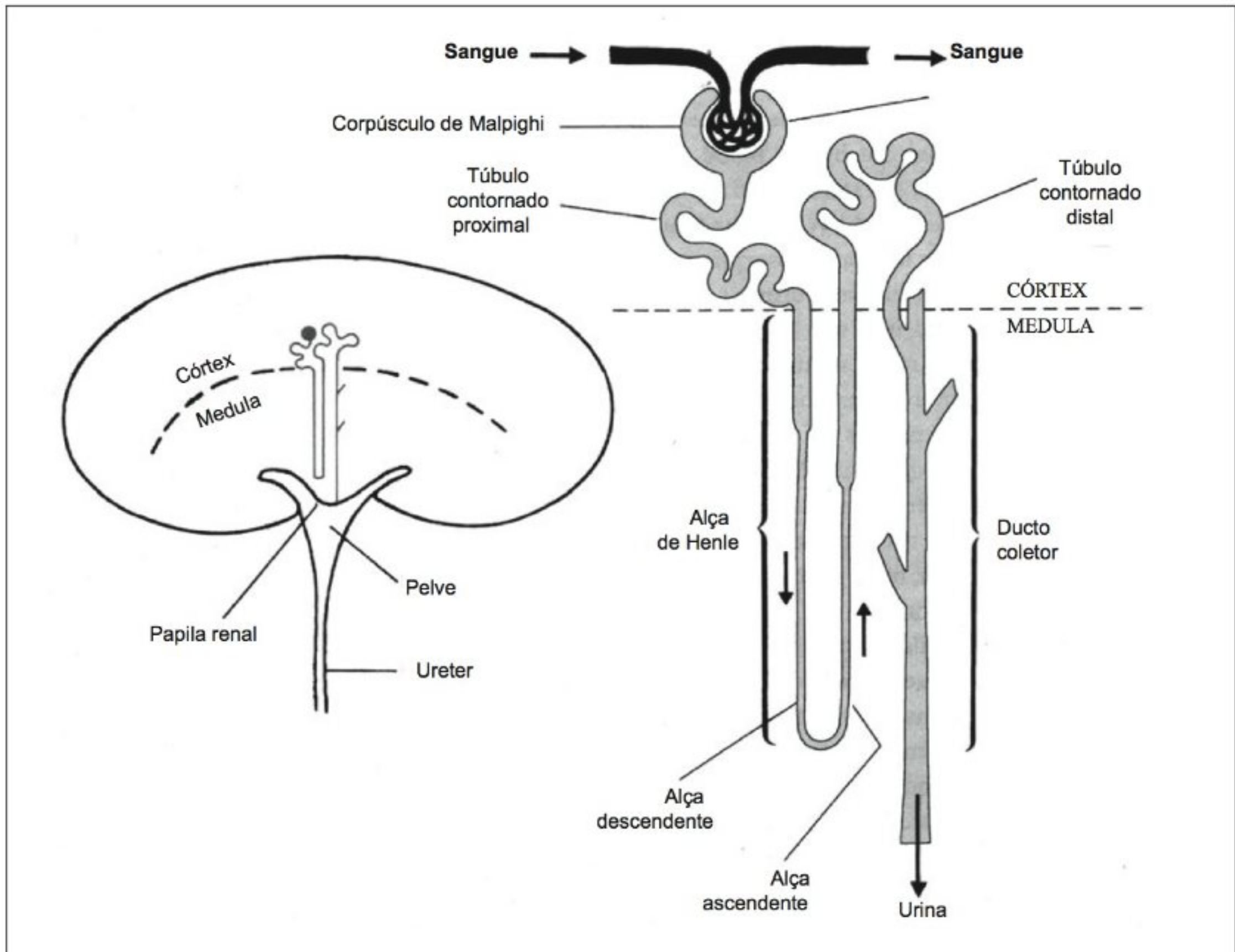


Fig. 9.8 Diagrama de um rim de mamífero. O rim contém um grande número (mais de vários milhões) de néfrons isolados. Nesse diagrama, somente está indicado um néfron, apresentado ampliado à direita. A camada externa do rim, o *córtex*, contém os *corpúsculos de Malpighi* e os túbulos contornados proximais e distais. A rede de capilares no corpúsculo de Malpighi é conhecida como *glomérulo*. A porção interna, a *medula*, contém a *alça de Henle* e os *ductos coletores*.

A urina é inicialmente formada pela ultrafiltração nos corpúsculos de Malpighi; o fluido filtrado é modificado e enormemente reduzido de volume à medida que passa pelo túbulo renal e ductos coletores, que transportam a urina até a pelve renal, de onde é conduzida, pelos ureteres, até a bexiga.

de suma importância para o seu equilíbrio hídrico. O fato de que as aves e répteis excretam ácido úrico (em vez de uréia), capacita-os a produzir uma urina semi-sólida que requer somente uma quantidade moderada de água para excreção (ver mais adiante neste capítulo em Excreção de Nitrogênio).

Estrutura

Para entender como o rim funciona, é necessário conhecer a sua estrutura (Fig. 9.8). Todos os rins dos vertebrados são constituídos por um grande número de unidades, os *néfrons*. Um peixe pequeno pode ter apenas umas poucas dezenas de néfrons em seus rins e um

mamífero grande, vários milhares em cada rim. Cada néfron inicia-se com um *corpúsculo de Malpighi*, no qual ocorre a ultrafiltração do plasma sangüíneo. Cada um desses corpos recebe uma pequena artéria, que se divide em um feixe ou tufo de capilares, o *glomérulo*. Sob ação da pressão sangüínea, o fluido é compelido através das paredes dos capilares glomerulares; esse fluido, o filtrado glomerular, entra no túbulo que vem do corpúsculo de Malpighi. Dentro do túbulo, o fluido é modificado, tanto por reabsorção quanto por secreção tubular, para formar a urina final.

O túbulo pode ser dividido em duas partes: a inicial ou *túbulo proximal*, na qual muitos solutos, como sal e glicose, bem como a água, são reabsorvidos, e um *túbulo distal* no qual tem continuidade o processo de transformação do fluido tubular em urina. Os túbulos distais unem-se para formar os ductos coletores e esses descarregam a urina na pelve renal. A partir deste ponto, a urina passa pelos ureteres em direção à bexiga urinária, da qual, a intervalos, é expelida para o meio externo.

No néfron dos mamíferos, os segmentos proximal e distal do túbulo são separados por um delgado segmento característico que forma uma alça, conhecida como *alça de Henle*. Uma estrutura similar, embora não tão bem desenvolvida, é encontrada no rim das aves. A alça é a estrutura especial do néfron que é responsável pela formação de uma urina que é mais concentrada que o plasma sangüíneo. A alça está ausente em peixes, anfíbios e répteis, os quais produzem uma urina que não é mais concentrada que o plasma sangüíneo.

Como é estudada a função renal

Os métodos utilizados para o estudo da função renal podem fornecer uma quantidade surpreendente de informações, sem a realização de experimentos diretamente no rim. Com métodos adequados pode-se obter, a partir do animal intacto, informações acerca da quantidade de fluido formado pela ultrafiltração, da quantidade de fluido reabsorvido no túbulo renal, do processo de secreção tubular e até mesmo sobre a taxa de fluxo sangüíneo para o rim. Os métodos são usados rotineiramente, sem desconforto ou risco desnecessários para estudar a função renal em seres humanos. Portanto, os princípios envolvidos devem ser entendidos.

Muita informação acerca da função renal tem sido também obtida pela experimentação direta, que é especialmente utilizada em estudos sobre o mecanismo responsável pela formação de uma urina concentrada. Por meio de métodos conhecidos, como micropunção, nos quais pipetas finas são introduzidas nos vários segmentos do néfron para coletar diminutas amostras de fluido, obtém-se informação a respeito da função das várias porções do néfron. Tais métodos requerem cirurgia e não são apropriados para seres humanos.

Filtração

A ultrafiltração que ocorre no corpúsculo de Malpighi é decorrente da pressão sangüínea, que impele o fluido através das finas paredes dos capilares. Como elas não permitem a passagem de proteínas, as proteínas plasmáticas são retidas e somente substâncias de baixo peso molecular são filtradas com a água.

Para que ocorra ultrafiltração, a pressão sangüínea precisa exceder a pressão osmótica das proteínas do sangue (pressão coloidosmótica). Se a artéria do rim de um cachorro for submetida a uma constrição gradual, com auxílio de uma pinça hemostática, de modo que a pressão sangüínea no rim diminua, a produção de urina cessará quando a pressão sangüínea renal igualar-se à pressão coloidosmótica. Isso foi demonstrado há muitos anos por Starling. À medida que a pinça hemostática for gradualmente afrouxada, a pressão sangüínea nos capilares aumentará e a filtração será reiniciada assim que a pressão sangüínea exceder a pressão coloidosmótica, e quanto maior o excesso de pressão, maior a taxa de filtração (Starling, 1899).

Os corpúsculos de Malpighi do rim dos mamíferos estão localizados na parte profunda no órgão, porém, no rim dos anfíbios são visíveis na superfície. O ilustre fisiologista renal americano A. N. Richards logrou introduzir micropipetas nos corpúsculos de Malpighi dos rins dos anfíbios e demonstrou que as concentrações de cloreto, glicose, uréia e fosfato, assim como a pressão osmótica total no filtrado, eram idênticas à do sangue, exceto por diferenças pouco significativas, causadas pelo efeito Donnan das proteínas. Esses experimentos proporcionaram a prova cabal de que a urina inicial é de fato um ultrafiltrado do sangue (Richards, 1935).

A quantidade total de fluido formado pela ultrafil-

tração pode ser determinada após a injeção do polissacarídeo inulina, sem a necessidade de exposição do rim ou realização de qualquer outra manipulação drástica. A inulina tem peso molecular de cerca de 5.000 e, portanto, atravessa a parede capilar, que apenas retém moléculas com peso molecular maior que 70.000. Ela não é metabolizada, nem reabsorvida ou secretada pelo túbulo renal; como consequência, toda a inulina encontrada na urina final é proveniente unicamente do processo de filtração.

Este evento pode ser descrito por meio de uma equação simples:

$$\text{inulina no filtrado} = \text{inulina na urina}$$

A quantidade de inulina no filtrado é igual ao volume do filtrado (\dot{V}_{filtr}) vezes a concentração de inulina no filtrado (C_{filtr}); da mesma maneira, a quantidade de inulina na urina é igual ao volume urinário (\dot{V}_{urina}) vezes a concentração de inulina (C_{urina}) na urina. Os dois valores são iguais e, portanto, temos:

$$\dot{V}_{\text{filtr}} \times C_{\text{filtr}} = \dot{V}_{\text{urina}} \times C_{\text{urina}}$$

ou

$$\dot{V}_{\text{filtr}} = \frac{\dot{V}_{\text{urina}} \times C_{\text{urina}}}{C_{\text{filtr}}}$$

Os três termos do lado direito podem ser facilmente determinados. O \dot{V}_{urina} e a C_{urina} são obtidos a partir da medida do volume urinário em um determinado período e pela análise do conteúdo urinário de inulina. A C_{filtr} é igual à concentração de inulina no plasma sanguíneo, podendo ser determinada em uma amostra de sangue. Dessa forma, tem-se todas as informações necessárias para o cálculo da taxa de filtração glomerular (\dot{V}_{filtr}).

Por exemplo, a medida do fluxo urinário em um indivíduo é 1,3 ml por minuto e a concentração de inulina na urina é 2%, e a plasmática, 0,02%.

$$\dot{V}_{\text{filtr}} = \frac{1,3 \text{ ml min}^{-1} \times 2\%}{0,02\%} = 130 \text{ ml min}^{-1}$$

Este cálculo fornece a taxa de filtração glomerular de 130 ml por minuto, que é uma taxa normal de filtração para os seres humanos.

Percebemos agora que para determinar a taxa de filtração de um animal intacto é necessário somente (1) injetar uma quantidade apropriada de inulina,* (2) coletar a urina durante um período conhecido, medir seu volume, e (3) determinar as concentrações urinária e plasmática de inulina. Revelou-se que, em seres humanos, a taxa de filtração é bastante constante, em torno de 130 ml por minuto, e as variações no volume urinário são atribuíveis principalmente às variações na quantidade de água reabsorvida. Em muitos outros animais, especialmente nos vertebrados inferiores, a taxa de filtração pode variar significativamente, e em uma rã, a taxa de filtração pode ser interrompida completamente por um período prolongado, sem causar danos.

Uma taxa de filtração nos seres humanos de 130 ml por minuto, ou 0,13 litro por minuto, significa que em uma hora, 7,8 litros de filtrado são formados, que a grosso modo é o dobro do volume total de plasma sanguíneo em seres humanos. Se houvesse a perda de glicose, aminoácidos e outras substâncias importantes neste grande volume de filtrado, o processo de filtração rapidamente subtrairia o organismo desses compostos de valor. Logo, o processo para evitar a perda deles é a reabsorção tubular.

Reabsorção tubular

Uma substância importante que é reabsorvida no túbulo proximal é a glicose e serve como exemplo para ilustrar o princípio geral da reabsorção tubular. A reabsorção de glicose é um transporte ativo e, normalmente, toda a glicose filtrada é reabsorvida.

Se a quantidade de glicose no plasma aumentar acima do nível normal, uma quantidade de glicose maior que a normal será apresentada ao mecanismo de reabsorção, e se ela exceder a capacidade do mecanismo de transporte, nem toda a glicose será reabsorvida e parte permanecerá na urina. Isso é o que acontece em indivíduos portadores de *diabetes mellitus*; a glicemia aumenta rapidamente a níveis acima do normal e quando a quantidade filtrada excede a capacidade de reabsorção, a glicose é detectada na urina.

*Geralmente, a inulina é infundida ao longo de um experimento. Dessa maneira, a concentração de inulina no plasma é mantida constante, ao invés de diminuir continuamente durante o período de observação.

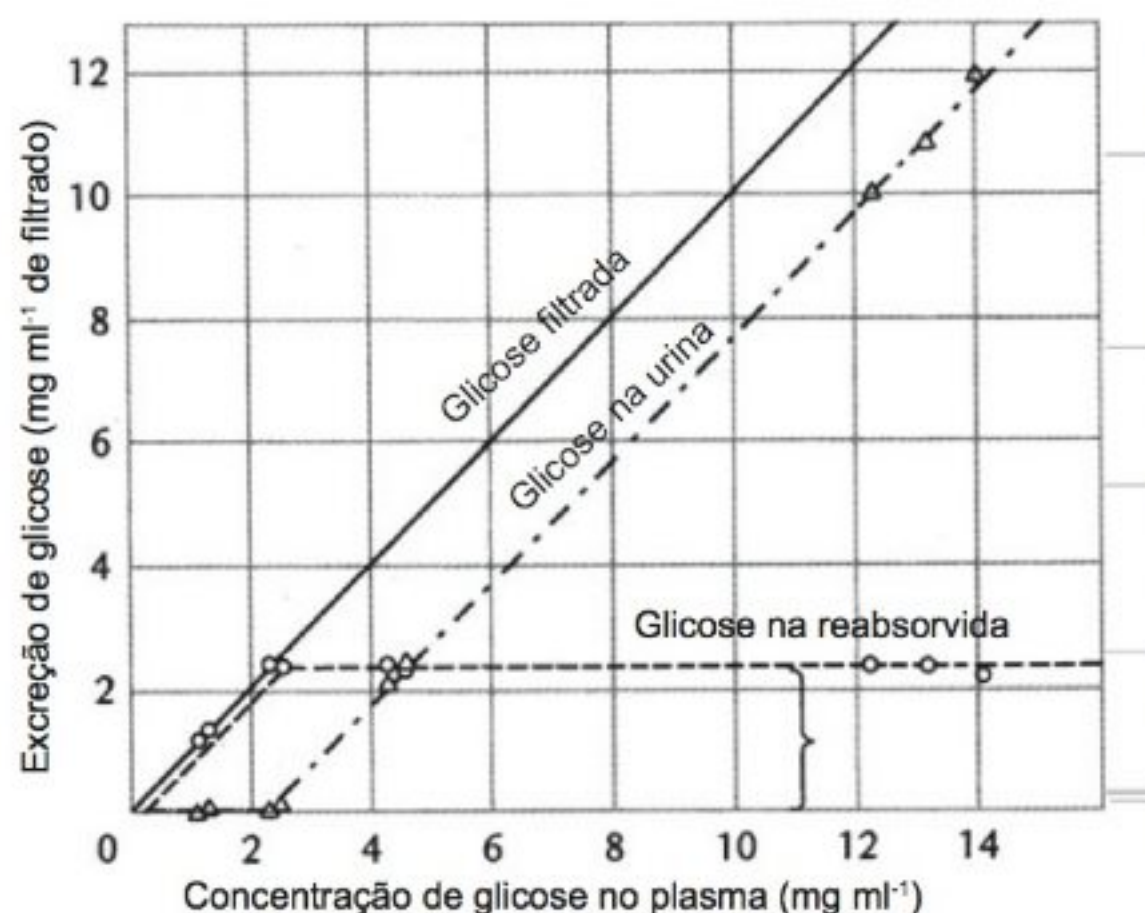


Fig. 9.9 Excreção de glicose em um cachorro. Abaixo de um certo limite (2,3 mg por mililitro de plasma) não há aparecimento de glicose na urina, pois toda glicose filtrada foi removida pela reabsorção tubular. Acima desse limite, o mecanismo de reabsorção torna-se completamente saturado e, embora continue a funcionar com capacidade total, a glicose é detectada na urina em quantidades que se elevam com os aumentos adicionais na concentração plasmática de glicose. A quantidade reabsorvida permanece constante acima do ponto de saturação e assim representa o máximo tubular (T_m) para a reabsorção da glicose (Shannon e Fisher, 1938).

Examinemos a situação apresentada na figura 9.9. A glicose é inicialmente filtrada e como a taxa de filtração é constante, a quantidade filtrada aumenta linearmente com a concentração plasmática de glicose. Em níveis plasmáticos baixos, toda a glicose filtrada é reabsorvida e nada aparece na urina. Essa é uma situação normal, pois o valor da glicose plasmática geralmente é de 1 mg por mililitro. Se houver um aumento da glicose plasmática, toda a glicose filtrada será ainda reabsorvida até atingir o valor limiar, cerca de 2,3 mg por mililitro, não aparecendo, portanto, na urina.

Se a glicose plasmática exceder o limiar, entretanto, a reabsorção será incompleta e um pouco de glicose será encontrado na urina. Em outras palavras, foi atingida a capacidade máxima do mecanismo de reabsorção. Essa

quantidade é com frequência designada como o *máximo tubular* (T_m) para a glicose. Acima do valor limiar, quantidades progressivamente maiores de glicose são encontradas na urina (Fig. 9.9). As retas para a glicose filtrada e urinária são paralelas, significando que o máximo tubular permanece constante, como indicado pela distância constante entre essas duas retas.

O máximo tubular para qualquer outra substância reabsorvida pode ser determinado de modo similar, aumentando-se a concentração plasmática acima do valor limiar da substância, de forma que o mecanismo de reabsorção fique saturado e a substância comece a ser detectada na urina.

Secreção tubular

Além da filtração e reabsorção, um terceiro processo, a secreção tubular, é importante na formação da urina. Foi mencionado anteriormente que o vermelho-fenol e o PAH (ácido paraaminoipúrico) são secretados pelos túbulos renais. Como essas substâncias são também filtradas, a quantidade que aparece na urina é a somatória daquilo que foi filtrado e secretado.

Se uma dessas substâncias for injetada na corrente sangüínea, a quantidade total secretada dependerá da concentração plasmática, como mostrado na figura 9.10, e a quantidade filtrada aumentará linearmente com a concentração plasmática. A baixas concentrações plasmáticas, a quantidade acrescentada pela secreção tubular excede a quantidade filtrada. Entretanto, a uma determinada concentração plasmática, o mecanismo de transporte torna-se saturado, a excreção total aumenta paralelamente à quantidade filtrada e a diferença entre a excreção total e a quantidade filtrada (distância entre as duas retas paralelas) fornece a quantidade acrescentada pela secreção tubular. Em outras palavras, essa quantidade é o máximo tubular para a excreção do vermelho-fenol.

Outras substâncias estranhas ao organismo são também eliminadas pela secreção tubular. Em geral, isso ocorre com compostos fenólicos e seus produtos de desintoxicação. Uma substância bem conhecida, que é rapidamente eliminada por secreção tubular, é a penicilina. Essa desvantagem é neutralizada pela injeção de uma quantidade suficiente dessa droga para manter uma concentração sangüínea efetiva.

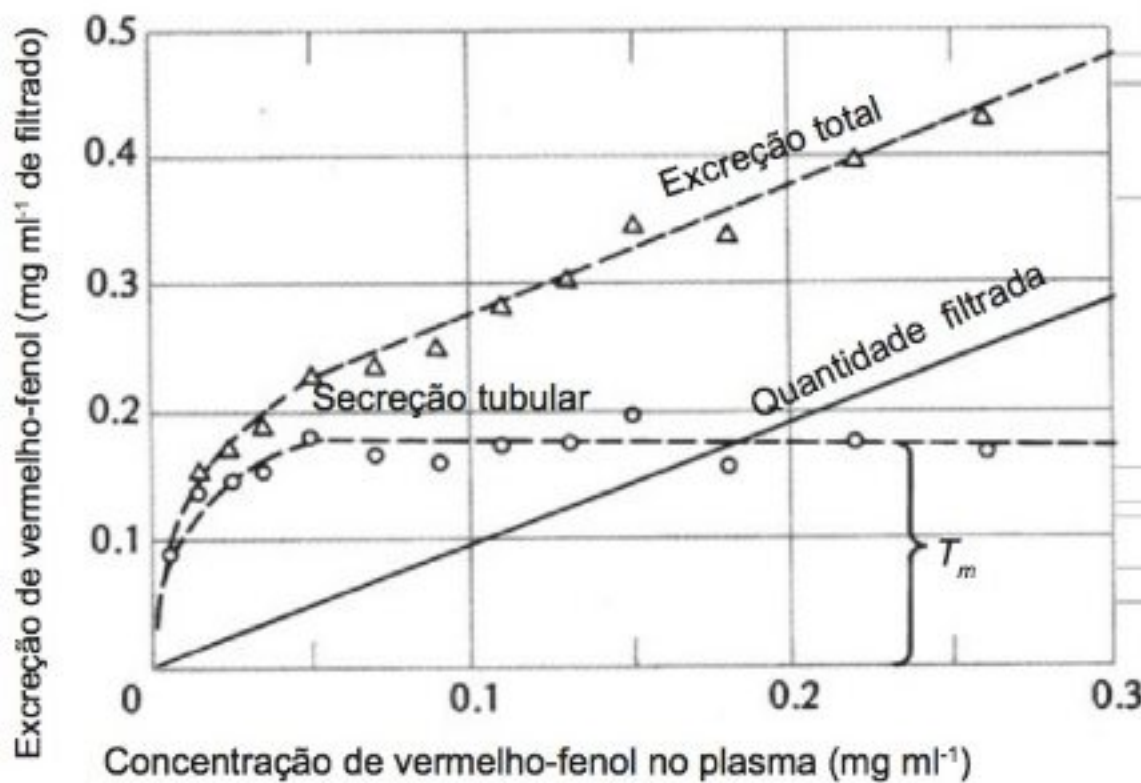


Fig. 9.10 Excreção do vermelho-fenol pela Rana. A quantidade filtrada aumenta proporcionalmente com a concentração plasmática. Além disso, o vermelho-fenol é acrescentado à urina por transporte tubular ativo, aumentando a sua fração na urina. A quantidade acrescentada pela secreção tubular permanece constante a concentrações plasmáticas acima de 0,05 mg por mililitro, indicando que foi atingido o máximo tubular para o vermelho-fenol (Forster, 1940).

Fluxo sanguíneo renal

O processo de secreção tubular pode ser utilizado de uma maneira bem interessante para se determinar a quantidade de sangue que circula pelo rim (isto é, o fluxo sanguíneo renal). Para tal, pode-se usar uma substância que, por ser excretada tão rapidamente pela secreção tubular, é completamente removida do sangue que circula pelo rim. Uma dessas substâncias é o ácido paraaminoipúrico (PAH), o qual é removido tão completamente que nada permanece no sangue que sai do rim (a menos que o máximo tubular seja excedido). O método baseia-se no fato de que a artéria renal é o único suprimento sanguíneo do rim dos mamíferos; todo o sangue, inicialmente, flui através dos capilares glomerulares e, então, circula pelos capilares que circundam os túbulos renais.

O PAH é injetado e determina-se a quantidade que aparece na urina em um dado período de tempo. A partir da concentração de PAH no plasma, é possível calcular o volume de plasma que circulou pelo rim nesse período. Em seres humanos, o fluxo de plasma renal é normalmente de 0,7 litros por minuto; se o hematócrito for 45%, o

fluxo sanguíneo renal correspondente será de 1,25 litro, que é entre um quarto e um quinto do débito cardíaco total durante o repouso (5 a 6 litros por minuto). Assim, os rins dos mamíferos recebem um suprimento sanguíneo surpreendentemente grande.

O mesmo método não pode ser usado para a determinação do fluxo sanguíneo arterial nos rins dos vertebrados inferiores, pois nesses animais os rins exibem um tipo diferente de circulação e recebem um suprimento sanguíneo duplo. Além de receber sangue da artéria renal, também são irrigados por sangue venoso, proveniente da porção posterior do corpo (denominado sistema porta-renal).

A importância da circulação porta-renal não é clara. Ela pode estar relacionada ao fato de que quando essa circulação ocorre, a produção de urina pode ser mantida, mesmo na ausência de filtração glomerular. Em uma rã, por exemplo, a filtração pode ser interrompida, mas o vermelho-fenol que chega ao rim, por meio do sistema porta-renal, é ainda secretado pela atividade secretora tubular.

Excreção em peixes

Os rins da maioria dos teleósteos são constituídos de néfrons, com características típicas de vertebrados. Os peixes de água doce são hipertônicos em relação ao meio e o excesso de água que penetra no organismo, devido ao gradiente osmótico, é eliminado como urina hipotônica.

Os teleósteos marinhos, que enfrentam escassez de água por serem hipotônicos em relação ao meio, apresentam uma taxa baixa de produção de urina, pois não conseguem produzir urina concentrada e o excesso de sal é excretado pelas brânquias. Para compensar a perda osmótica de água, bebem água do mar, e uma das principais funções dos rins é excretar os íons divalentes, magnésio e sulfato, encontrados nessa água.

Alguns teleósteos marinhos, como o peixe-pescador (*Lophius piscatorius*), o bagre-sapo (*Opsanus tau*) e a trombetinha (*Syngnathus*), possuem rins desprovidos de glomérulos. Os teleósteos marinhos aglomerulares têm sido muito importantes no estudo da função renal, pois permitem a análise dos processos excretores em um rim, no qual não ocorre filtração. Se for injetada inulina nesses peixes, ela não aparecerá na urina, e esse é um

excelente teste funcional para se verificar a ausência de um mecanismo de filtração.

Vários gêneros antárticos estão entre os peixes que não possuem glomérulos e, conseqüentemente, não realizam o processo inicial de formação urinária. Para esses peixes, faz sentido a ausência do processo de filtração. Foi discutido no capítulo 6 que muitos peixes antárticos não congelam, pois possuem glicoproteínas com propriedades anticongelativas. O peso molecular dessas glicoproteínas varia de alguns milhares a mais de 30.000. Como o glomérulo retém proteínas de peso molecular em torno de 70.000, mas permite que moléculas menores sejam filtradas, as glicoproteínas rapidamente seriam perdidas na filtração renal, a menos que existisse um mecanismo apropriado de recuperação. De qualquer maneira, um mecanismo para a reabsorção das glicoproteínas implicaria em um gasto energético considerável, que é evitado ao não se permitir que essas substâncias façam parte do fluido tubular. Portanto, parece que um rim aglomerular é uma grande vantagem para os peixes que lançam mão de substâncias anticongelativas como proteção contra danos causados pela formação de gelo (Eastman e col., 1979).

É estranho que alguns trombetinhas de água doce pareçam, também, não possuir glomérulos. A função renal desses peixes, porém, não foi estudada a fundo. Um peixe de água doce deve ter um influxo osmótico considerável e é difícil explicar como um rim que não filtre, consiga eliminar água. É claro que esses peixes precisam ser mais bem estudados. Os elasmobrânquios possuem rins glomerulares e como foi visto anteriormente, a uréia é essencial para manter o equilíbrio osmótico. A uréia, por ser uma pequena molécula (peso molecular de 60), é filtrada no glomérulo, porém, é reabsorvida pelos túbulos, significando que há um mecanismo específico para o transporte dessa substância. Os detalhes desse mecanismo serão discutidos mais adiante neste capítulo.

Excreção em anfíbios

A primeira prova inequívoca do processo inicial de ultrafiltração renal foi obtida em rãs, pois muitos dos glomérulos no rim dos anfíbios são bastante grandes e localizados tão próximos à superfície do rim, que torna possível a introdução de uma micropipeta delgada e

a coleta de amostras diminutas de fluido para análise. Uma outra vantagem da experimentação em animais heterotérmicos é que o rim funciona satisfatoriamente à temperatura ambiental, em contraste ao rim dos mamíferos, que necessita ser mantido cuidadosamente à temperatura corpórea.

A maior parte dos anfíbios vive na água doce, ou próximo a ela. Quando estão dentro d'água, há um influxo osmótico de água e para eliminá-la, produzem um grande volume de urina extremamente diluída. A perda inevitável de sódio é compensada pela captação cutânea de sódio do meio diluído.

Em um rim de rã, a uréia é eliminada, não somente por filtração glomerular, mas também por secreção tubular (Marshall, 1933), o que traz algumas vantagens, pelas razões que se seguem. Quando uma rã é exposta ao ar seco, há redução do seu débito urinário (perda de água) pela diminuição da taxa de filtração glomerular e aumento da reabsorção tubular de água. Entretanto, a excreção de uréia pode continuar alta. De fato, do total de uréia excretado pelo rim, apenas um sétimo pode ser filtrado e o restante é acrescentado à urina, por secreção tubular (B. Schmidt-Nielsen e Foster, 1954). Isso significa que a excreção da uréia pode continuar em um ritmo alto, mesmo quando a filtração glomerular tiver praticamente cessado. Desse modo, ao contrário dos elasmobrânquios, nos quais a uréia é ativamente reabsorvida, no rim dos anfíbios ela é ativamente secretada.

No capítulo 8, na seção sobre osmorregulação, foi visto que um anfíbio, a rã comedora de caranguejo do sudeste asiático (*Rana cancrivora*), vive e busca seu alimento na água do mar, com concentração máxima. Do ponto de vista fisiológico, essa rã é parecida com os elasmobrânquios, pois apresenta um nível elevado de uréia no sangue, atingindo dessa maneira um equilíbrio osmótico com a água do mar circundante, ao mesmo tempo em que mantém concentrações salinas relativamente baixas, características dos vertebrados em geral. Entretanto, a rã comedora de caranguejo difere dos tubarões no modo como o seu rim lida com a uréia.

O rim da rã comedora de caranguejo não reabsorve uréia, mas quando o animal está na água do mar, bem pouca água penetra no seu corpo, e um fluxo urinário bastante baixo, combinado à interrupção da secreção de uréia, reduz a perda dessa substância. Se a rã comedora de caranguejo for transferida para uma água mais

diluída, o influxo osmótico de água aumentará, assim como o volume urinário, e mais uréia será excretada. Tal condição reduz a diferença osmótica entre a rã e o meio, que por sua vez reduz o influxo osmótico de água (Schmidt-Nielsen e Lee, 1962).

Excreção em répteis

O rim dos répteis segue o padrão típico dos vertebrados; produz uma urina diluída ou isotônica, mas não consegue produzir uma urina mais concentrada que o plasma sanguíneo. Para os répteis de água doce (p. ex., crocodilos e tartarugas aquáticas), isso é adequado, pois uma urina diluída serve para eliminar o excesso de água.

Os répteis marinhos têm o problema oposto: escassez de água e superabundância de sal. Seus rins não são capazes de lidar com o excesso de sal, que é eliminado pelas glândulas de sal, que por sua vez, secretam soluções altamente concentradas de cloreto de sódio.

Os répteis terrestres, que vivem em habitats secos e têm um suprimento de água limitado, excretam seus resíduos nitrogenados na forma de ácido úrico, que é altamente insolúvel e, conseqüentemente, precipita na urina. Como resultado, a urina pode ser eliminada como uma substância pastosa ou uma pelota semi-sólida, necessitando de bem pouca água.

A excreção de ácido úrico proporciona uma vantagem extra. Não apenas o ácido úrico, mas também os sais de sódio e potássio têm solubilidade muito baixa. Pela incorporação de Na^+ e K^+ na fração precipitada da urina, esses íons importantes podem ser eliminados sem gasto adicional de água, como acontece quando são excretados pelo rim dos mamíferos ou pela glândula de sal nasal de uma ave (McNabb e McNabb, 1975).

Muitos répteis terrestres possuem glândulas de sal nasais que eliminam o excesso de sódio e potássio, mas nos répteis de regiões desérticas que não as possuem (p. ex., *Amphibolurus*) e nas serpentes terrestres, a excreção de ácido úrico constitui um mecanismo importante para a eliminação de sal com perda mínima de água (Minnich, 1972).

Concentração da urina em aves e mamíferos

Ao contrário dos outros vertebrados, aves e mamíferos produzem uma urina hipertônica em relação

Tabela 9.2 A capacidade máxima de concentração do rim de vários mamíferos está correlacionada com o hábito normal do animal, isto é, animais desérticos exibem as maiores concentrações urinárias e os de água doce, as menores.

Animal	Concentração osmótica máxima da urina (Osm litro^{-1})	Proporção entre as concentrações urinária/plasmática
Castor ^a	0,52	2
Porco ^a	1,1	3
Homem ^{ab}	1,4	4
Rato branco ^b	2,9	9
Gato ^b	3,1	10
Rato canguru ^b	5,5	14
Rato de areia ^b	6,3	17
Camundongo saltador ^c	9,4	25

^a B. Schmidt-Nielsen e O'Dell (1961).

^b K. Schmidt-Nielsen (1964).

^c MacMillen e Lee (1967).

ao plasma sanguíneo. Nas aves, esta capacidade não é muito pronunciada; a concentração osmótica máxima da urina pode chegar a cerca de duas vezes a concentração plasmática. Em contraste, o rim dos mamíferos consegue produzir urina com uma concentração até 25 vezes superior a do plasma. As maiores concentrações são observadas em mamíferos de habitats desérticos. Animais como o castor, que tem uma permanente superabundância de água, possui apenas uma capacidade moderada de concentração (Tab. 9.2).

O mecanismo responsável pela formação de urina concentrada em aves e mamíferos baseia-se em um engenhoso arranjo geométrico do túbulo renal. A impressão que se tem é que para a produção de uma urina concentrada haveria a necessidade de reabsorção de água do fluido tubular ou secreção ativa de soluto no túbulo, porém, nenhuma das duas opções ocorre. O mecanismo responsável pela formação de um fluido concentrado no túbulo renal é baseado na reabsorção de sódio e cloro do fluido tubular, que, paradoxalmente, serve no final para a produção de uma urina

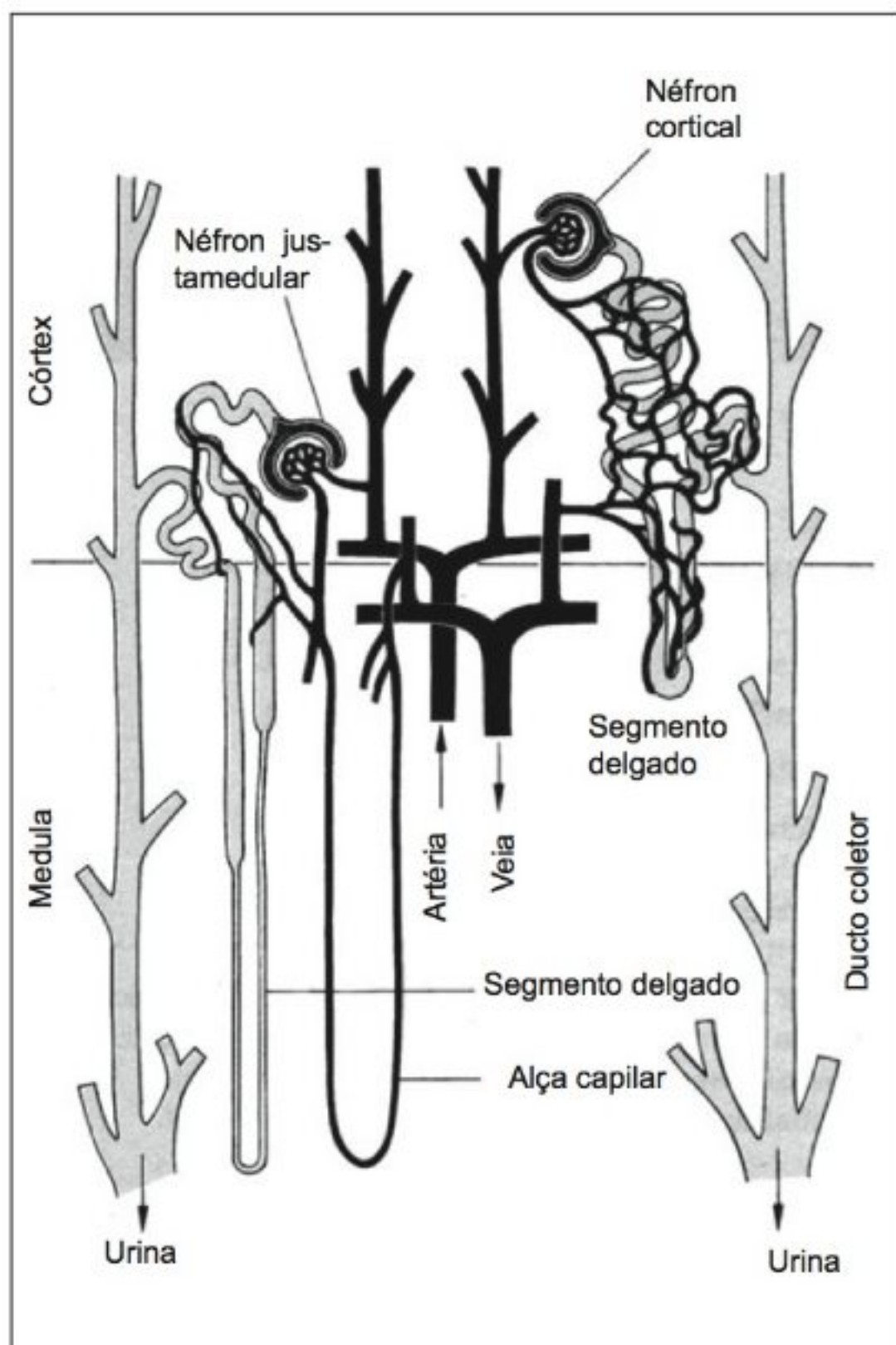


Fig. 9.11 Diagrama demonstrando dois néfrons típicos, um de "alça longa" (localizado próximo ao limite da medula e, portanto, denominado justa medular) e outro de "alça curta" (ou cortical). O néfron de alça longa encontra-se paralelo à alça formada pelo capilar sanguíneo e o de alça curta é circundado por uma rede de capilares. A maior parte dos rins de mamíferos contém uma mistura dos dois tipos de néfrons, mas algumas espécies possuem somente um dos dois tipos (Smith, 1951).

altamente concentrada. O mecanismo é encontrado em aves e atinge o mais alto grau de desenvolvimento naqueles mamíferos que formam uma urina altamente concentrada.

A capacidade de concentração dos rim dos mamíferos está intimamente relacionada ao comprimento da alça de Henle, uma alça formada pelo segmento delgado que se interpõe entre os túbulos proximal e distal. A maioria dos rins dos mamíferos exhibe dois tipos de néfrons (Fig. 9.11). Alguns têm alças longas, outros curtas. Aqueles

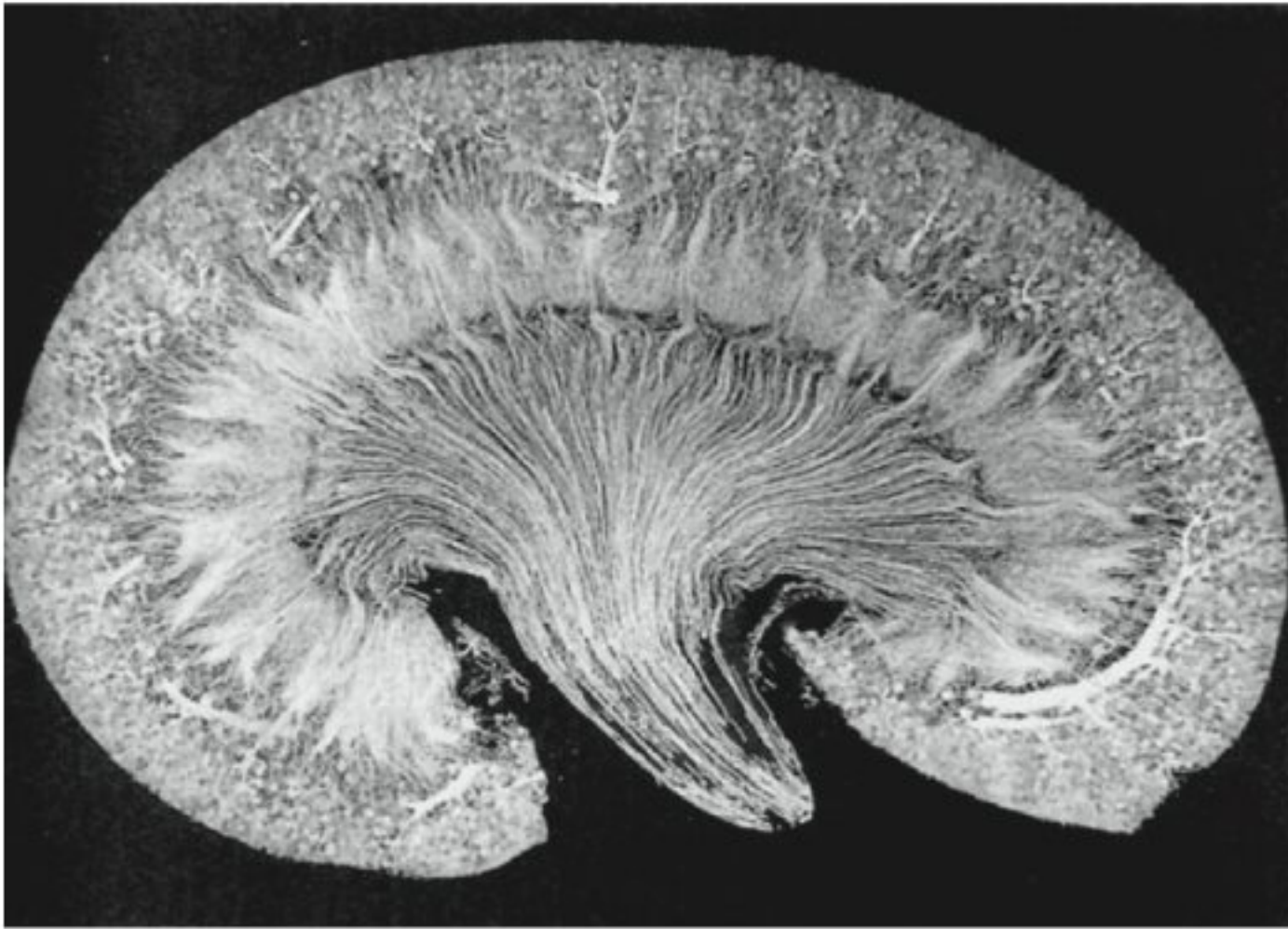
animais que produzem uma urina altamente concentrada têm néfrons com alças longas, tão longas que se estendem até a papila renal. Outros, como os castores e o porco, têm apenas alças curtas e são animais que não conseguem produzir urina com uma concentração maior que duas vezes a do plasma.

O papel da estrutura da alça na formação de uma urina concentrada foi esclarecida pelo pesquisador suíço Wirz e seus colaboradores. Pesquisadores da Europa e dos Estados Unidos adicionaram evidências complementares. A hipótese proposta por Wirz estava baseada em um transporte ativo inicial de sódio para fora do túbulo renal, mas evidências recentes indicam que a bomba primária pode ser uma bomba de cloro. Para a compreensão do mecanismo de concentração, faz pouca diferença. O íon transportado, qualquer que seja ele, e seguido pelo íon contrário apropriado. Logo, podemos nos referir a um transporte ativo inicial de NaCl.

O mecanismo para a formação de uma urina concentrada pode ser melhor entendido pela consulta à figura 9.12. O local de reabsorção ativa do cloreto de sódio é o ramo ascendente da alça de Henle, especificamente o segmento grosso, onde o cloro é transportado para o interstício, seguido pelo sódio, como um contra-íon.

O próximo local a ser examinado é a alça descendente de Henle, que é permeável à água, mas impermeável aos solutos. À medida que a bomba de cloro torna o interstício mais concentrado, a água é retirada do ramo descendente da alça, aumentando a concentração de seu conteúdo. O fluido tubular, ao passar pela alça, fica mais concentrado e mais cloro é lançado para fora pela bomba, uma quantidade adicional de água é retirada e assim por diante. Dessa maneira, o efeito da bomba iônica é multiplicado uma vez que mais água é retirada e um fluido cada vez mais concentrado é apresentado pelo ramo ascendente.

A próxima questão é: o que acontece com a água? As estruturas importantes neste caso são as alças de capilares, paralelas à alça de Henle. Esses capilares, conhecidos como *vasa recta*, são permeáveis à água e solutos e, portanto, seus conteúdos exibem a mesma concentração elevada de solutos do interstício e fluido tubular quando circulam em direção à curvatura da alça. Entretanto, a parede do capilar não é permeável a proteínas e a pressão coloidosmótica das proteínas plasmáticas



RIM DOS MAMÍFEROS Sistema vascular do rim de um roedor do deserto, *Meriones*. As artérias e capilares foram perfundidos com borracha de silicone e os glomérulos podem ser observados como numerosos pequeninos pontos, semelhantes a contas, na camada externa (córtex renal). A papila renal nesse animal é mais longa que em roedores de habitats menos áridos, aumentando assim a capacidade de concentração do seu rim. (Cortesia de Lise Bankir, Instituto Nacional de Saúde e Pesquisa Médica, Paris.)

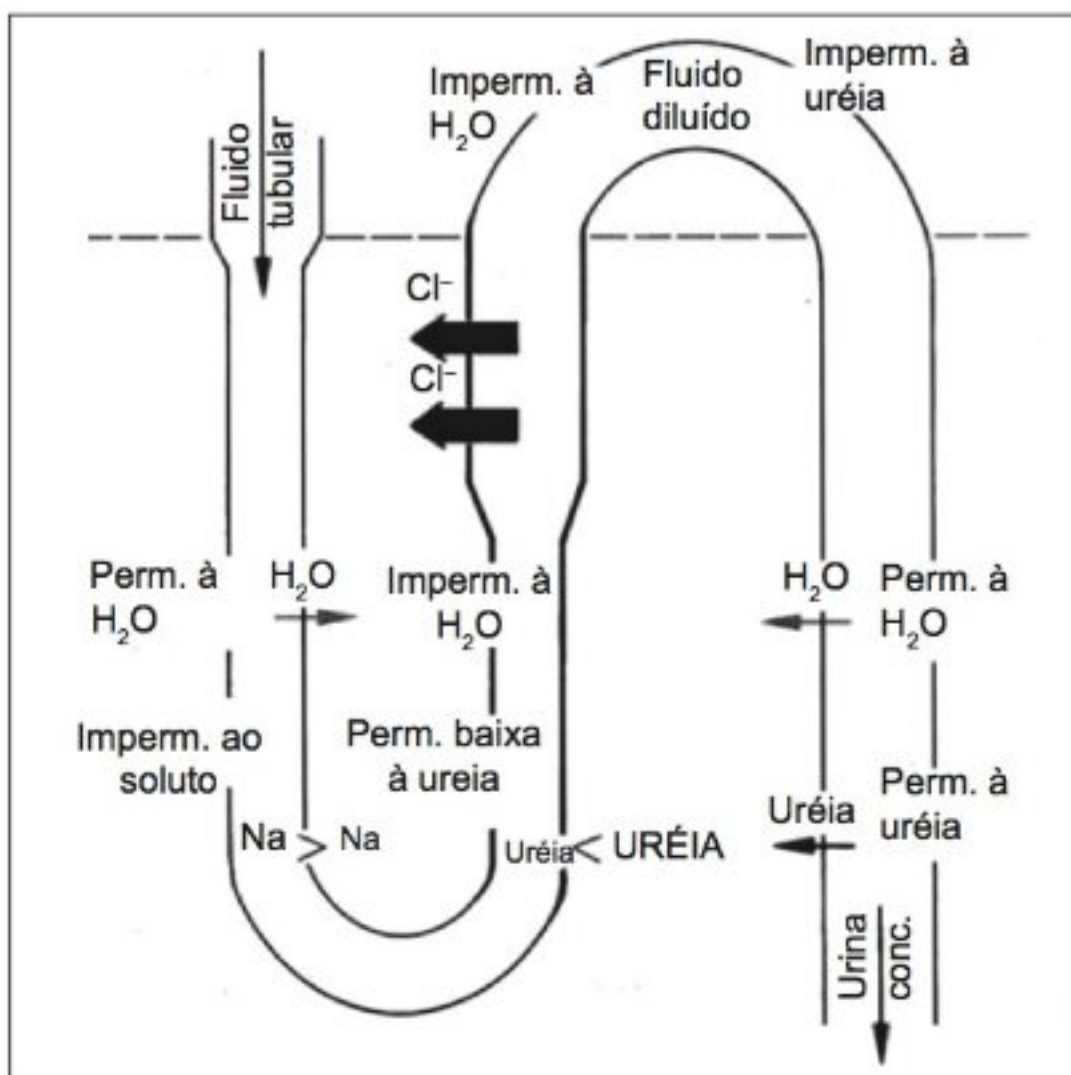
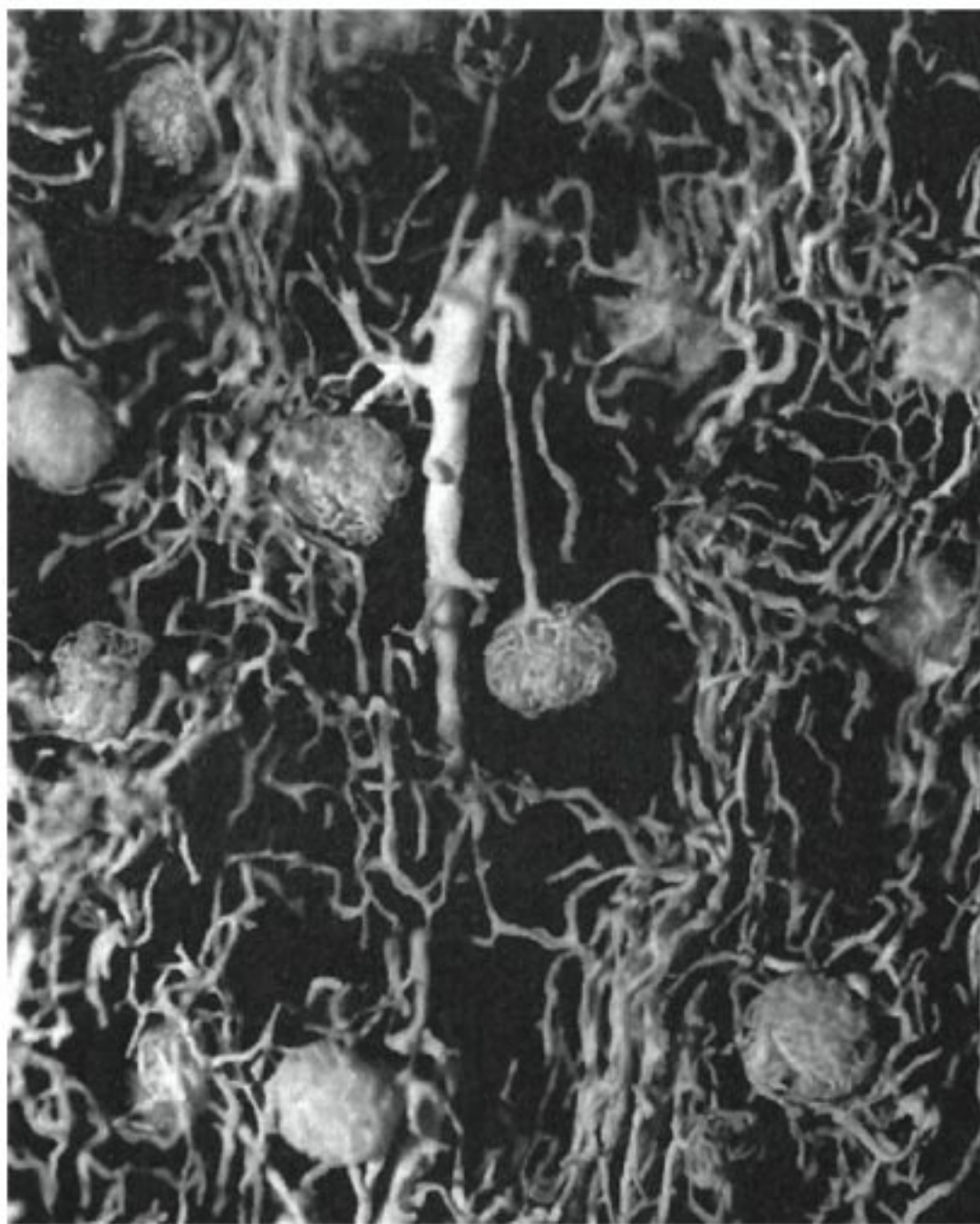


Fig. 9.12 Diagrama do mecanismo de concentração na alça de Henle durante a formação de urina concentrada em um rim de mamífero. O transporte ativo de cloro está indicado pelas setas grossas e o fluxo passivo de água e uréia, pelas setas mais finas (Kokko e Tisher, 1976).

causa a retirada de água para a corrente sangüínea, como ocorre em outros capilares. A partir desse ponto, o excesso de água flui para o sistema venoso. Consideremos o quadro global: se o rim serve para remover um fluido concentrado (isto é, urina) do sangue, o sangue venoso que sai, necessariamente, deve ficar mais diluído que o sangue arterial que entra.

A próxima região a ser considerada é a porção distal do túbulo. O fluido que circula do segmento ascendente grosso para o túbulo distal tem o seu conteúdo de sódio removido e sua concentração é menor que a do plasma. O cloreto de sódio que foi retirado no segmento grosso permanece ao redor da curvatura da alça, onde se acumula em alta concentração.

O fluido tubular diluído que entra no ducto coletor, tem uma baixa concentração salina, mas contém uréia, que é um fator importante no sistema. O ducto coletor descendente é permeável à água e à uréia. Devido à alta concentração osmótica do interstício, a água flui para fora do ducto coletor e, à medida que a uréia se torna mais concentrada, ocorre também difusão. Essa uréia contribui significativamente para a concentração osmótica intersticial. Quando o fluido tubular que circula



RIM DE CACHORRO Visão aumentada dos glomérulos de um rim de cachorro, após injeção de borracha de silicone. O glomérulo no centro da foto apresenta um vaso de chegada ligeiramente mais espesso que o de saída. O diâmetro desses vasos está em torno de 15 a 20 μm , o diâmetro do glomérulo é de cerca de 150 μm . (Cortesia de A. Clifford Barger, Harvard University.)

pelo ducto coletor descendente entra em equilíbrio osmótico com a alta concentração do interstício medular, transforma-se em urina com uma alta concentração de soluto. A alta concentração na medula resulta da uréia proveniente dos ductos coletores e do sal derivado das alças de Henle, e a difusão passiva de água para fora do ducto coletor constitui o mecanismo para a formação de uma urina concentrada.

A elevada concentração de uréia no tecido da papila renal suscita a mesma questão que foi abordada na

discussão sobre a osmorregulação dos elasmobrânquios – como as células da papila conseguem suportar uma concentração de uréia tão alta, capaz de alterar a estrutura de enzimas e outras proteínas? A resposta é parecida; na célula da papila, há acúmulo de metilaminas a uma concentração de cerca da metade da concentração de uréia, que provavelmente compensa por completo o efeito perturbador da uréia sobre as proteínas intracelulares (Somero, 1986).

O modelo para a formação de uma urina concentrada depende de permeabilidades altamente seletivas dos vários segmentos do néfron. Apesar do minúsculo tamanho dos túbulos, foi possível realizar microperfusão de fragmentos isolados de alças de Henle e as permeabilidades observadas estavam de acordo com as exigências do modelo (Kokko, 1974).

A questão final a ser respondida é a seguinte: como se forma uma urina diluída? Na diurese, o fluido tubular que entra nos ductos coletores, a partir dos túbulos contornados distais, permanece diluído, como resultado de uma menor permeabilidade à água nos ductos coletores, de modo que a água não é removida. A alteração na permeabilidade à água é controlada pelo hormônio antidiurético (ADH), e na sua ausência, os ductos coletores são impermeáveis à água e uma urina diluída é formada; na presença do hormônio, os ductos coletores são permeáveis à água, que então é removida, formando uma urina concentrada.

Multiplicador de contracorrente

Os fluidos nos ramos descendente e ascendente circulam em direções opostas; um fluxo contracorrente. Em qualquer local ao longo da alça, a diferença de concentração entre o ramo ascendente e o descendente é moderada, mas ao longo do comprimento da alça essa diferença de concentração moderada é aditiva (isto é, há um efeito de multiplicação). Todo o sistema é, por essa razão, denominado de *sistema multiplicador de contracorrente*.

A concentração final que pode ser alcançada neste sistema depende do comprimento da alça; quanto mais longa a alça, maior a concentração final. Há, portanto, um paradoxo – um roedor pequeno que pode produzir altas concentrações urinárias possui alças que em termos absolutos são muito mais curtas que as de um animal grande que produz concentrações muito mais baixas.

Essa aparente contradição pode ser resolvida se forem consideradas as taxas metabólicas de massa específica, mais elevadas nos animais pequenos. Como as células de animais pequenos são capazes de realizar transporte ativo mais intenso, podem produzir concentrações finais mais elevadas para um dado comprimento das alças (Greenwald e Stetson, 1988).

O rim das aves difere do dos mamíferos, pois alguns néfrons têm alças enquanto outros não. Parece que a capacidade de concentração máxima do rim das aves está relacionada à proporção entre os néfrons que possuem alças e os que não as possuem, ao invés do comprimento máximo das alças, como nos mamíferos (Poulson, 1965).

Muitas aves vivem sob condições relativamente secas, ingerem alimentos secos, como sementes, e têm um limitado acesso à água. É razoável perguntar o porquê desses rins não possuírem uma capacidade de concentração correspondente a dos mamíferos. Talvez a resposta resida no fato de que as aves excretam ácido úrico como produto final de seu metabolismo de nitrogênio.

Se o rim das aves retirasse água em quantidade maior do que normalmente faz, o ácido úrico precipitaria nos túbulos, obstruindo-os, a menos que restasse uma quantidade suficiente de fluido para carregar o precipitado. Embora a urina das aves contenha ácido úrico precipitado, ela deve continuar relativamente líquida nos néfrons e no ureter, até chegar à cloaca, que é a última porção do intestino, onde há acúmulo de urina e material fecal que, a intervalos, são evacuados através de uma abertura única para o exterior. Após a urina ter passado para a cloaca, mais água pode ser retirada antes do conteúdo da cloaca ser expelido para o meio externo.

Papel da cloaca

Quando a urina de uma ave ou réptil chega à cloaca, encontra-se sob a forma líquida ou semilíquida. Se o animal necessitar conservar água, entretanto, a urina será liberada como um material pastoso ou uma pelota semi-sólida (isto é, a água foi removida). Essa reabsorção de água pode, ao menos em parte, ocorrer fora da cloaca, pois a urina da cloaca pode migrar para a porção inferior do intestino, onde sais e água são reabsorvidos (Nechay e col., 1968; Skadhauge, 1976).

Qual a natureza do processo de retirada de água do conteúdo da cloaca? Pode ser um transporte de água associado a um soluto, e pelo menos em lagartos, pode ser um processo passivo, resultante da pressão coloidosmótica das proteínas plasmáticas.

Na cloaca do lagarto, a água é absorvida até que a força necessária para remover mais água corresponda à pressão coloidosmótica das proteínas plasmáticas, cessando a absorção de água. Se a pressão osmótica das proteínas plasmáticas for contrabalaneada pela introdução de uma solução protéica na cloaca, com a mesma concentração coloidosmótica que o plasma, a reabsorção de água será impedida. Nessas condições, parece que nos lagartos a remoção passiva de água é suficiente para a produção de uma urina semi-seca na cloaca. No entanto, é possível que ocorra transporte ativo de sódio ou outros solutos na cloaca do lagarto, causando retirada de água associada ao soluto (Murrish e Schmidt-Nielsen, 1970).

Quando o sal é retirado da cloaca juntamente com a água, o animal tem dificuldade de eliminar o excesso de sal. Entretanto, os lagartos (e muitas aves) conseguem excretar o excesso de sal pelas glândulas nasais. Assim, em lagartos que vivem em um habitat seco, os rins são utilizados essencialmente para a excreção do ácido úrico, havendo uma perda mínima de água. As glândulas nasais são utilizadas para a excreção de sais numa solução muito concentrada, novamente com apenas uma pequena perda de água (Schmidt-Nielsen e col., 1963).

Regulação da concentração e volume urinários

Se um animal está em equilíbrio calórico, seu peso corpóreo e, portanto, o volume, permanece surpreendentemente constante. Um fator fundamental dessa constância é a regulação acurada da taxa de produção de urina. O volume total de urina depende da necessidade de excretar água; se houver uma ingestão excessiva de água, um grande volume de urina diluída será excretado; se houver falta de água no organismo, o volume urinário diminuirá e a concentração urinária aumentará o máximo possível.

Nos seres humanos, o fluxo urinário pode variar em mais de 100 vezes. Quando um homem sofre privação

de água, a produção de urina pode ser reduzida a até 10 ml por hora; porém, não mais se reduzirá ao ponto da situação ficar crítica e se instalar um quadro de insuficiência renal. Na situação oposta, quando a ingestão de água é elevada, o fluxo urinário pode exceder um litro por hora.

Poder-se-ia pensar que pela ingestão de mais água, a produção urinária aumentaria mais, porém, isso não é possível. O volume urinário máximo é determinado pela quantidade de fluido filtrado, que em seres humanos permanece bastante constante e não aumenta quando se bebe mais. No túbulo proximal, cerca de 85% do volume filtrado de água é invariavelmente removido, deixando 15% de água filtrada como o volume máximo de urina que pode ser excretado.

A razão para a reabsorção de água no túbulo proximal é que os principais solutos, como a glicose e o cloreto de sódio, são aí reabsorvidos. Quando os solutos são removidos, o conteúdo tubular torna-se hiposmótico, e devido ao efeito osmótico, a água atravessa passivamente a parede tubular. Portanto, no túbulo proximal, a reabsorção de água é um resultado direto e inevitável da reabsorção de glicose e sódio, que é denominada *reabsorção obrigatória de água*.

A parte distal (alça de Henle e ducto coletor) é, como descrito anteriormente, a estrutura responsável pela formação de uma urina concentrada. O processo de concentração é controlado pelo *hormônio antidiurético (ADH)*, usualmente chamado de *vasopressina*. Na ausência desse hormônio, que é secretado pela neuro-hipófise (hipófise posterior, ver Cap. 12), é produzido um grande volume de urina altamente diluída. Sob influência da vasopressina, mais água é reabsorvida, o volume urinário diminui e a concentração da urina aumenta.

A ação da vasopressina influencia a permeabilidade dos ductos coletores, e na sua ausência, a permeabilidade desses ductos à água é baixa. Dessa forma, o fluido diluído que chega aos ductos coletores, proveniente dos túbulos distais, não perde mais água, mesmo se a concentração osmótica nos tecidos circunjacentes for alta. Com quantidades crescentes de vasopressina, a permeabilidade dos ductos coletores aumenta. Assim, devido à concentração osmótica elevada no tecido da papila (produzida pelo mecanismo multiplicador de contracorrente), a água é retirada por osmose do fluido

que circula pelos ductos coletores, restando um pequeno volume de urina concentrada.

Esse conceito do papel dos ductos coletores foi verificado pela introdução, em ratos, de tubos finíssimos de polietileno através da extremidade da papila, permitindo a coleta de amostras de vários níveis desses ductos (Hilger e col., 1958). Quando há vasopressina circulante no sangue, a urina dos ductos coletores está em equilíbrio osmótico com o fluido na alça, mas na sua ausência, esse equilíbrio não existe devido à redução na permeabilidade do ducto coletor (Gottschalk, 1961).

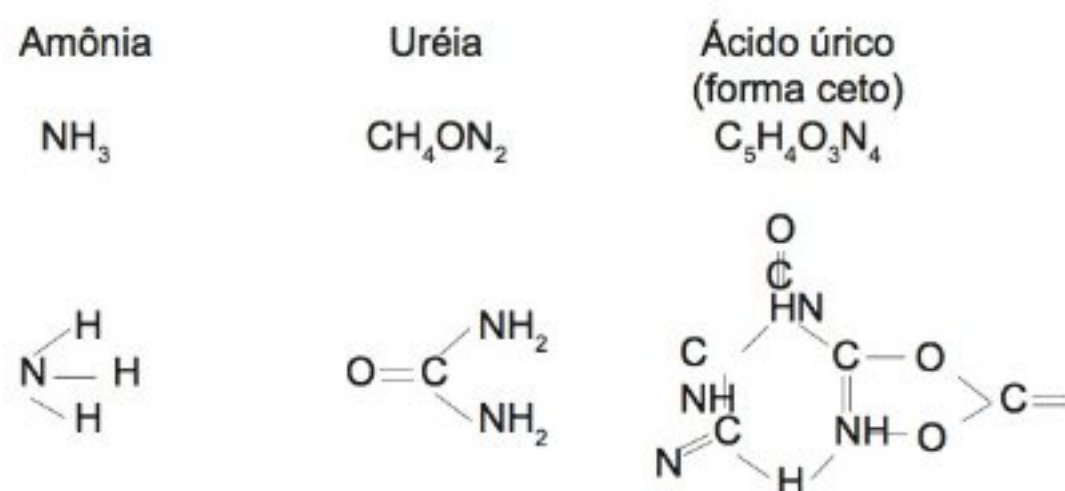
Pode parecer paradoxal que um hormônio que causa a formação de urina concentrada aja aumentando a permeabilidade dos ductos coletores. Um outro aspecto paradoxal é que o mecanismo de transporte que leva à formação da urina concentrada baseia-se na retirada de sódio e cloro do fluido tubular, ao invés da sua adição. Ao final, entretanto, é precisamente essa reabsorção, em combinação com a alta permeabilidade dos ductos coletores sob influência da vasopressina, que faz com que a urina final atinja uma concentração máxima.

É interessante notar que o efeito da vasopressina no aumento da permeabilidade do ducto seja similar ao seu efeito na pele de rã, um modelo muito usado em estudos de transporte iônico. Na pele de rã, o transporte de sódio ocorre na mesma direção em que opera a bomba de sódio no túbulo renal, devolvendo o sódio ao organismo. Em ambos os sistemas, a vasopressina aumenta a permeabilidade à água, porém, no rim dos mamíferos tem um efeito na retenção de água; na pele da rã, o aumento da permeabilidade causa um aumento no influxo osmótico de água.

EXCREÇÃO DE NITROGÊNIO

A maioria dos alimentos que os animais ingerem contém três componentes nutricionais principais: carboidratos, lipídios e proteínas (além de quantidades menores de ácidos nucléicos). Quando os carboidratos e os lipídios são metabolizados, produzem dióxido de carbono e água como produtos finais da oxidação. As proteínas e os ácidos nucléicos também produzem dióxido de carbono e água, mas além disso, o nitrogênio ligado quimicamente a esses nutrientes, leva à formação

de alguns produtos relativamente simples que contêm nitrogênio. Os três compostos de maior interesse são a *amônia*, a *uréia* e o *ácido úrico*.



Quando os aminoácidos são metabolizados, o grupo amino ($-\text{NH}_2$) é removido pelo processo de desaminação, formando amônia (NH_3), que é excretada na sua forma inalterada por muitos animais, em especial os invertebrados aquáticos. Porém, por alguns animais, a amônia é sintetizada em uréia e por outros, em ácido úrico, antes de ser excretada. Os animais são geralmente agrupados segundo seus principais excretas, como se segue. Os que excretam principalmente amônia como produto final do metabolismo protéico são denominados *amoniotélicos*, os que excretam principalmente uréia, são *ureotélicos* e os que formam principalmente ácido úrico, são *uricotélicos*.

Não há uma correlação evidente entre a relação filogenética dos vertebrados e seus principais excretas. O agrupamento da figura 9.13 fornece um quadro global, porém, há muitas modificações. Os crocodilos excretam principalmente amônia, assim como os peixes teleósteos; os girinos de rãs excretam amônia (como os peixes), porém, as rãs adultas excretam uréia. Algumas rãs, entretanto, excretam ácido úrico (como os répteis). Algumas tartarugas excretam ácido úrico e outras, principalmente uréia, ou até mesmo amônia, à semelhança dos peixes teleósteos que excretam na maioria das vezes amônia, mas também um pouco de uréia. Os mamíferos e as aves parecem ser, claramente, ureotélicos e uricotélicos, respectivamente, mas em outros grupos de vertebrados parece existir mais exceções que uma regra constante e algumas dessas serão examinadas a seguir.

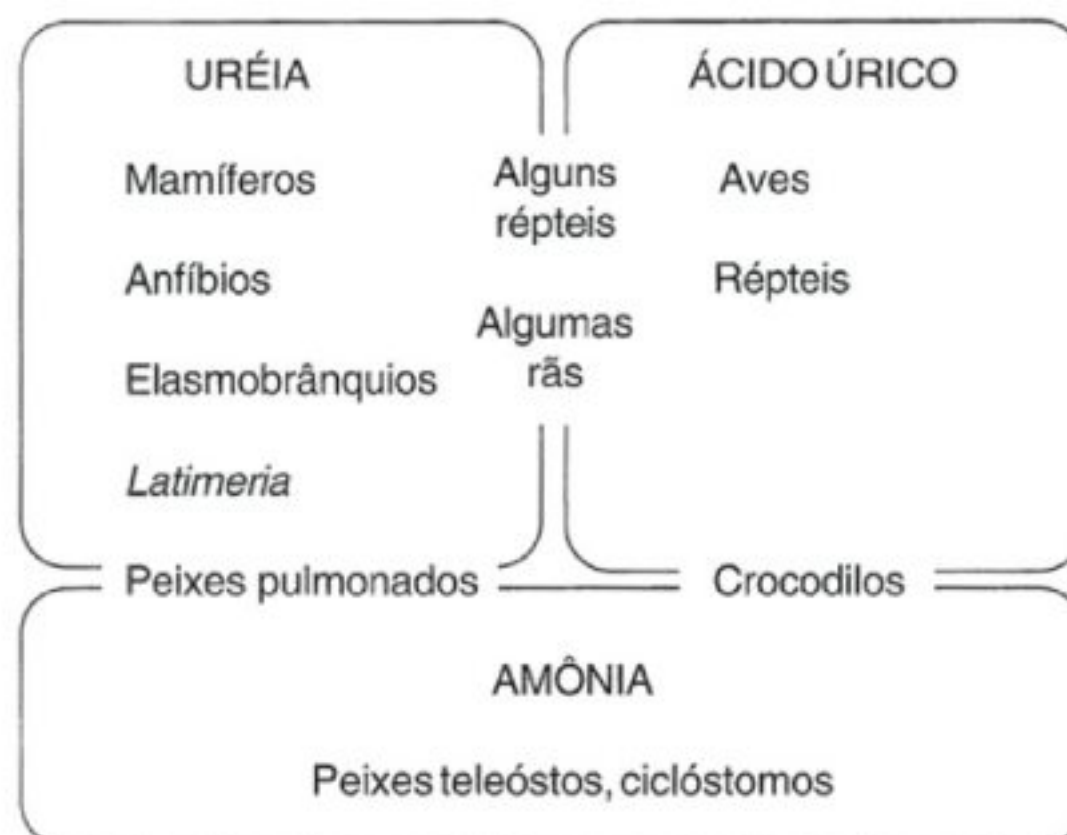


Fig. 9.13 Diferentes grupos de vertebrados apresentam diferentes compostos como principais excretas nitrogenados. Há muitas exceções ao padrão geral indicado nesse diagrama, a maioria relacionada a fatores ambientais, em vez de relações filogenéticas. Ver o texto para detalhes adicionais.

Há alguns outros compostos nitrogenados que também necessitam ser discutidos. Os compostos nitrogenados contidos nos ácidos nucleicos são purinas ou pirimidinas e podem ser excretados como quaisquer outros produtos de degradação relacionados na tabela 9.3. A maior parte dos compostos nitrogenados é derivada das proteínas (aminoácidos) pela deaminação. Esses compostos serão discutidos primeiro.

Outros produtos nitrogenados são também excretados, alguns derivados da dieta, outros provenientes das vias metabólicas. Por exemplo, a urina dos vertebrados, normalmente, contém uma pequena quantidade de creatinina, que é um composto formado pelos músculos e que tem um interesse especial, pois pode ser utilizada em estudos da função renal, de modo similar à inulina. A creatinina é formada no organismo a uma taxa relativamente constante e o acompanhamento de sua excreção permite o estudo da função renal, sem a injeção de uma substância estranha. A creatinina é aparentemente derivada do metabolismo de um fosfato altamente energético, a fosfocreatina.

Um outro grupo de compostos nitrogenados frequentemente encontrado na urina é proveniente de processos de desintoxicação. Por exemplo, o ácido benzóico (presente em certos alimentos vegetais), quando combinado ao aminoácido glicina, forma o ácido hipúrico (segundo

Tabela 9.3 Produtos finais do metabolismo dos principais grupos de substratos. A amônia do metabolismo protéico pode ser excretada como tal ou ser sintetizada em outras excretas nitrogenadas; as purinas dos ácidos nucleicos podem ser excretadas como tal ou como qualquer um dos outros produtos de degradação, incluindo a amônia.

Substrato	Produto final
Carboidrato	→ $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$
Lipídio	→ $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$
Proteína	→ $\text{NH}_3 \rightarrow \text{Uréia}$ → $\text{NH}_3 \rightarrow \text{Ácido úrico}$
Ácido nucleico	→ Purinas + Pirimidinas ↓ ↓ Ácido úrico β-Aminoácidos ↓ ↓ Alantoína NH_3 ↓ Ácido alantóico ↓ Uréia ↓ NH_3

o grego, *hippos* = cavalo, pois foi primeiro descoberto na urina do cavalo). Outros compostos fenólicos são conjugados de modo semelhante e excretados na urina. O ácido hipúrico e seu parente próximo, o ácido paraaminoipúrico (PAH), são importantes para os estudos de fisiologia renal, pois são facilmente secretados pela atividade tubular e podem ser usados para a determinação do fluxo sangüíneo renal, como previamente descrito neste capítulo.

Um outro aspecto importante do metabolismo do nitrogênio é a suposição de que o gás nitrogênio nunca faça parte do metabolismo dos animais. Tem sido aceito universalmente que as bactérias fixadoras de nitrogênio conseguem assimilar o nitrogênio molecular (N_2) em compostos químicos, e que apenas bactérias desnitrificantes apresentam as vias metabólicas que levam à formação de gás nitrogênio molecular.*

* Há provas convincentes de que isso não é verdadeiro em todas as circunstâncias. A formação de nitrogênio gasoso em mamíferos submetidos a uma dieta rica em proteínas foi relatada por vários pesquisadores (p. ex., Costa e col., 1968, 1974). Esses achados certamente frustram algumas das idéias presentes acerca do metabolismo protéico e dos produtos nitrogenados finais.

A excreção do nitrogênio do metabolismo protéico, na forma de amônia, uréia ou ácido úrico, está relacionada ao habitat normal do animal e à disponibilidade de água (Tab. 9.4). A amônia é um composto altamente tóxico, mesmo em concentrações baixas, e deve, portanto, ser removida rapidamente para o meio externo ou pela síntese de compostos menos tóxicos (uréia ou ácido úrico).

Amônia

A maioria dos invertebrados aquáticos excreta amônia como produto final do metabolismo protéico. Devido à sua alta solubilidade e pequeno peso molecular, a difusão da amônia é extremamente rápida, podendo ser perdida em grande parte através da superfície do corpo em contato com a água e não precisando ser excretada pelo rim. Em peixes teleósteos, a maior parte do nitrogênio é perdida como amônia pelas brânquias; na carpa e no peixinho dourado, as brânquias excretam 6 a 10 vezes mais nitrogênio que os rins e apenas 10% como uréia, sendo o restante como amônia (Smith, 1929).

Uréia

A uréia é facilmente solúvel em água e tem uma toxicidade moderadamente baixa. Sua síntese em animais superiores foi esclarecida pelo bioquímico britânico Hans Krebs, o mesmo cientista cujo nome está vinculado ao ciclo de Krebs do metabolismo energético oxidativo (o ciclo do ácido tricarboxílico).

A síntese da uréia inicia-se com a conjugação da amônia e dióxido de carbono com fosfato, para formar o carbamilfosfato, que integra-se à via de síntese para formar citrulina, como mostrado na figura 9.14. Uma segunda amônia é acrescentada para formar o aminoácido ácido aspártico, levando à formação do aminoácido arginina. Na presença da enzima arginase, a arginina é decomposta em uréia e ornitina, liberando esta última para nova síntese de citrulina, repetindo todo o ciclo; a via completa é, portanto, conhecida como o ciclo da ornitina para a síntese da uréia.

A presença de arginase em um animal demonstra que o animal tem a capacidade de produzir uréia e, geralmente, indica que a uréia é o principal excreta nitrogenado. Entretanto, isso não é tão invariável, pois a arginase pode estar presente, mesmo com o restante da via ausente.

Tabela 9.4 Principais excretas nitrogenados em vários grupos de animais.

Animal	Principal produto final do metabolismo protéico	Habitat do adulto	Ambiente embrionário
Invertebrados aquáticos	Amônia	Aquático	Aquático
Peixes teleósteos	Amônia, um pouco de uréia	Aquático	Aquático
Elasmobrânquios	Uréia	Aquático	Aquático
Crocodilos	Amônia, um pouco de ácido úrico	Semi-aquático	Ovo cleidóico ^a
Anfíbios, forma larvária	Amônia	Aquático	Aquático
Anfíbios, forma adulta	Uréia	Semi-aquático	Aquático
Mamíferos	Uréia	Terrestre	Aquático
Tartarugas	Uréia e ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidóico
Insetos	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidóico
Gastrópodos terrestres	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidóico
Lagartos	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidóico
Serpentes	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidóico
Aves	Ácido úrico	Terrestre	Ovo cleidóico

^aO papel dos ovos cleidóicos será discutido adiante neste capítulo.

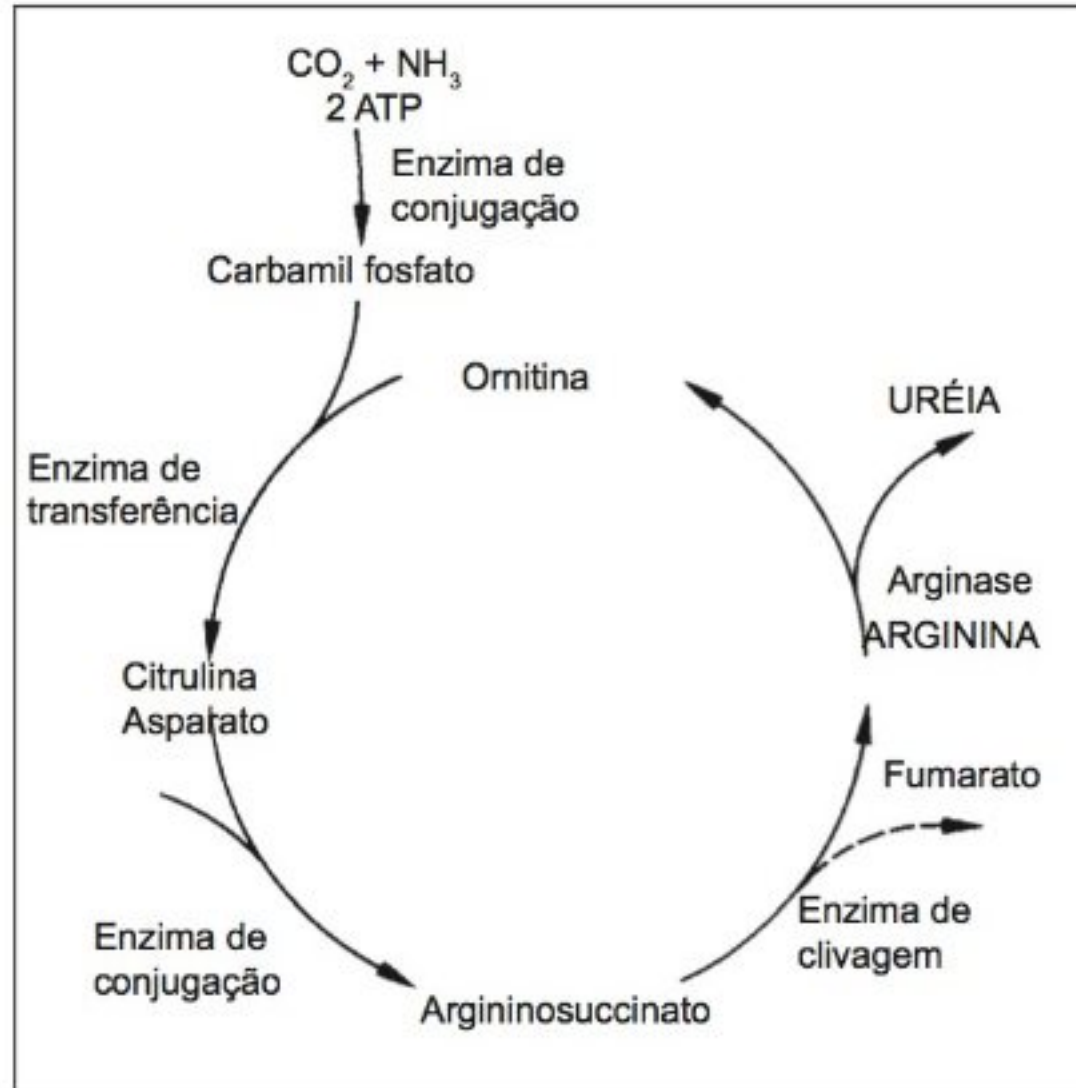


Fig. 9.14 A uréia é sintetizada a partir da amônia e dióxido de carbono, pela conjugação com o aminoácido ornitina. A arginina é formada após diversas etapas e com o auxílio da enzima arginase libera uréia, formando ornitina que pode entrar novamente no ciclo.

Uréia em vertebrados

Os vertebrados que excretam essencialmente uréia e possuem as enzimas do ciclo da ornitina para a síntese da uréia estão indicados na figura 9.13. Os peixes teleósteos excretam uréia em pequena quantidade, ao passo que ela é o principal excreta nitrogenado em mamíferos, anfíbios e elasmobrânquios.

Nos elasmobrânquios (tubarões e arraias), assim como na rã comedora de caranguejo e no celacanto *Latimeria*, a uréia é retida e tem uma função fundamental na regulação osmótica. Portanto, é um produto metabólico de valor. A uréia é filtrada no glomérulo do rim dos elasmobrânquios, porém, devido à sua importância na osmorregulação, não deve ser perdida na urina. Conseqüentemente, nesses animais ela é recuperada por reabsorção tubular ativa. Em anfíbios, a situação é diferente, a uréia é filtrada, mas uma quantidade substancial é acrescentada à urina por secreção tubular ativa.

Tanto os elasmobrânquios como os anfíbios exibem transporte tubular ativo de uréia, mas o transporte é no sentido oposto em ambos os grupos. Aparentemente, o mecanismo da bomba não é idêntico do ponto de vista metabólico, pois alguns dos derivados da uréia são

Tabela 9.5 A uréia é ativamente transportada pelo túbulo renal do tubarão (reabsorção ativa) e rã (secreção ativa). Três compostos bastante próximos, entretanto, não são transportados de modo similar pelos dois tipos de animais, fornecendo evidências de que o mecanismo de transporte celular não é idêntico nos dois rins (B. Schmidt-Nielsen e Rabinowitz, 1964).

Composto	Tubarão	Rã
Uréia	Ativo	Ativo
Metiluréia	Ativo	Não
Tiouréia	Não	Ativo
Acetamida	Ativo	Não

tratados de modo diferente pelos dois grupos animais (Tab. 9.5). Isso é um excelente exemplo de como uma função fisiológica pode surgir de maneira independente em dois grupos e que não tem necessariamente o mesmo mecanismo para alcançar finalidades idênticas (neste caso, o transporte ativo de uréia).

A rã comedora de caranguejo, que também retém uréia para osmorregulação, não apresenta indícios de reabsorção tubular ativa de uréia (Schmidt-Nielsen e Lee, 1962). Ela apresenta uma baixa taxa de produção urinária e os túbulos renais são altamente permeáveis à água. Portanto, a uréia difunde-se do fluido tubular para o sangue e aparece na urina, aproximadamente, com a mesma concentração que no sangue. Como o volume urinário é baixo quando as rãs estão em água salgada, somente uma pequena quantidade de uréia é perdida na urina. Se rãs comuns apresentam secreção tubular ativa de uréia, por que a rã comedora de caranguejo não utiliza essa bomba, simplesmente revertendo seu sentido? A questão não é facilmente respondida, mas parece que, em geral, o sentido de um mecanismo de transporte ativo é uma função fisiológica conservativa que não é facilmente revertida. Como foi visto, a pele da rã e o rim dos mamíferos mantêm o transporte ativo de sódio do meio externo para dentro do organismo. Entretanto, no rim dos mamíferos, o transporte de cloreto de sódio, do fluido tubular para o organismo, ocorre no sistema multiplicador de contracorrente, de forma que o resultado final é a formação de uma urina concentrada.

O modelo comumente aceito acerca da excreção de uréia no rim dos mamíferos estabelece que essa substância é filtrada no glomérulo e tratada passivamente pelos túbulos, embora um pouco de uréia, em razão da sua alta difusibilidade, entre novamente no sangue por difusão passiva. Contudo, há provas convincentes de que a uréia seja um elemento importante na função do sistema multiplicador de contracorrente e que o seu padrão de excreção é um elemento essencial no funcionamento do rim dos mamíferos.

Uréia e a metamorfose dos anfíbios

Os girinos das rãs e sapos excretam essencialmente amônia, ao passo que os adultos excretam uréia. Na metamorfose, ocorre uma mudança bem definida, da excreção de amônia para uréia, na rã (*Rana temporaria*), no sapo (*Bufo bufo*), no tritão (*Triturus vulgaris*) e outros anfíbios. A rã sul-africana *Xenopus*, entretanto, que permanece aquática durante a vida adulta, continua a excretar amônia.

A passagem para a excreção de uréia no início da metamorfose em anfíbios semiterrestres está associada a um aumento acentuado na atividade das enzimas hepáticas do ciclo da ornitina (Brown e col., 1959).

É interessante notar que espécimes adultos do *Xenopus* aquático, se mantidos fora d'água por várias semanas, acumulam uréia no sangue e tecidos. Quando *Xenopus* adultos foram mantidos fora d'água, porém junto a musgos úmidos para evitar a desidratação, a concentração sangüínea de uréia aumentou de 10 a 20 vezes, elevando-se para cerca de 100 mmol por litro. Quando os animais foram colocados novamente na água, o excesso de uréia foi excretado (Balinsky e col., 1961).

Um grupo de *Xenopus* que foi encontrado estivado naturalmente na lama, próximo a um reservatório seco, apresentou aumentos semelhantes na uréia, de 15 a 20 vezes. Das enzimas envolvidas na síntese da uréia, a enzima carbamil-fosfato sintetase, responsável pela primeira etapa da síntese apresentada na figura 9.14, aumentou em torno de 6 vezes, mas a atividade de outras enzimas do ciclo ficou inalterada. A síntese do carbamil-fosfato pode ser uma etapa limitante na síntese da uréia e um aumento nessa enzima é provavelmente responsável pela manutenção de um nível baixo de amônia plasmática em animais fora d'água (Balinsky e col., 1967).

Retornaremos mais adiante a uma outra variação surpreendente da excreção de nitrogênio em rãs. Algumas espécies que vivem na África do Sul e regiões próximas excretam principalmente ácido úrico, que é o excreta predominante e característico de répteis e aves. Novamente, esse é um exemplo da plasticidade e adaptabilidade de processos fisiológicos em resposta às demandas do ambiente à medida que os animais invadem novos habitats.

Uréia nos peixes pulmonados

As alterações no peixe pulmonado africano, *Protopterus*, são análogas às dos anfíbios. Normalmente, quando o peixe pulmonado vive na água, ele excreta essencialmente amônia (e um pouco de uréia), mas quando fica inativo durante o verão, dentro de um casulo na lama ressecada, canaliza todos os resíduos nitrogenados em uréia, que é acumulada no sangue e pode atingir concentrações elevadas de até 3% (500 mmol por litro) ao final de 3 anos de estivação (Smith, 1959).

Todas as cinco enzimas do ciclo da ornitina estão presentes no fígado do peixe pulmonado africano (Janssens e Cohen, 1966). Os níveis das duas enzimas limitantes na síntese da uréia são semelhantes no peixe pulmonado e nos girinos da rã *Rana catesbeiana*, e são consideravelmente inferiores aos níveis registrados para rãs adultas. Esse resultado é compatível com a excreção predominante de amônia no peixe pulmonado, quando na água. Entretanto, calculou-se que as quantidades das enzimas do ciclo da ornitina, presentes no fígado de um peixe pulmonado que não se encontra em estivação, são suficientes para responder pelo acúmulo de uréia que é observado no peixe pulmonado quando submetido a tal condição (Forster e Goldstein, 1966).

No peixe pulmonado australiano, *Neoceratodus*, a concentração das enzimas do ciclo da ornitina é baixa, o que está de acordo com os hábitos de vida desse peixe, que utiliza seu pulmão apenas como um órgão respiratório acessório e não consegue sobreviver no meio terrestre (ver Cap. 1). A taxa de síntese de uréia em fatias do fígado do peixe pulmonado australiano é apenas um centésimo daquela encontrada no peixe pulmonar africano, o que é novamente compatível com a natureza totalmente aquática do peixe pulmonado australiano (Goldstein e col., 1967).

Ácido úrico

A excreção do ácido úrico prevalece nos insetos, nos caracóis terrestres, na maioria dos répteis e nas aves. Todos esses animais são tipicamente terrestres e a formação de ácido úrico pode ser considerada uma adaptação bem-sucedida à conservação de água no habitat terrestre. Como o ácido úrico e seus sais são apenas ligeiramente solúveis em água (a solubilidade do ácido úrico é de cerca de 6 mg por litro de água), a retirada de água da urina acarreta a precipitação do ácido úrico e de seus sais.

Ácido úrico em aves e insetos

A porção branca semi-sólida dos excrementos das aves é urina e consiste principalmente de ácido úrico; muito pouca água é utilizada para a excreção dos produtos nitrogenados nesses animais. Alguns insetos apresentam uma tal redução na perda urinária de água que não excretam de forma alguma ácido úrico, mas o depositam em várias partes do corpo, principalmente no tecido adiposo. Nessas formas, portanto, não há necessidade de água para a eliminação dos excretas nitrogenados.

Tem sido proposto que aves obtêm uma vantagem adicional com a utilização de ácido úrico como excreta nitrogenado. Devido à pequena quantidade de água necessária para a formação de urina, a excreção de ácido úrico tem sido considerada uma economia de peso para aves voadoras. Entretanto, esse argumento não é convincente, pois as aves que têm acesso à água, tanto espécies de água doce quanto marinhas, eliminam com frequência grande quantidade de urina líquida.

O ovo cleidóico

Foi sugerido por Joseph Needham que a diferença entre os vertebrados superiores que formam uréia (mamíferos e anfíbios) e os que formam ácido úrico (répteis e aves) está essencialmente correlacionada com seu modo de reprodução. O ovo do anfíbio desenvolve-se na água e o embrião do mamífero no meio fluido uterino, onde os produtos residuais são transferidos para o sangue materno.

O desenvolvimento embrionário em répteis e aves, por outro lado, ocorre dentro de um ovo fechado, conhecido como *ovo cleidóico*,* onde somente gases são

*Do grego *kleistos* = fechado, de *kleis* = chave.

Tabela 9.6 Partição do nitrogênio na urina de tartarugas (em porcentagem da excreção total de nitrogênio). As espécies fundamentalmente aquáticas quase não excretam ácido úrico, enquanto esse composto é dominante nas espécies predominantemente terrestres (Moyle, 1949).

Espécie	Habitat	Componente da urina ^a				
		Ácido úrico	Amônia	Uréia	Aminoácidos	Não-contabilizados
<i>Kinosternon subrubrum</i>	Quase totalmente aquático	0,7	24,0	22,9	10,0	40,3
<i>Pelusios derbianus</i>	Quase totalmente aquático	4,5	18,5	24,4	20,6	27,2
<i>Emys orbicularis</i>	Semi-aquático; alimenta-se em terra e pântanos	2,5	14,4	47,1	19,7	14,8
<i>Kinixys erosa</i>	Lugares úmidos; freqüentemente entra na água	4,2	6,1	61,0	13,7	15,2
<i>Kinixys youngii</i>	Mais seco que o anterior	5,5	6,0	44,0	15,2	26,4
<i>Testudo denticulata</i>	Úmido, solo pantanoso	6,7	6,0	29,1	15,6	32,1
<i>Testudo graeca</i>	Condições muito secas, quase desérticas	51,9	4,1	22,3	6,6	4,0
<i>Testudo elegans</i>	Condições muito secas, quase desérticas	56,1	6,2	8,5	13,1	12,0

^a Foram encontradas pequenas quantidades de alamoína, guanina, xantina e creatinina, e uma quantidade variável não contabilizada.

trocados com o meio, e todos os excretas continuam dentro da casca do ovo. No ovo cleidóico, o embrião tem um suprimento de água bem limitado e a amônia é, naturalmente, muito tóxica para ser tolerada em grande quantidade. Se a uréia fosse produzida, ela permaneceria dentro do ovo e seria acumulada em solução. O ácido úrico, entretanto, pode se precipitar e dessa maneira ser eliminado. Isso ocorre quando é depositado na forma de cristais no alantóide, que serve como uma bexiga urinária embrionária.

Ácido úrico em répteis

Os lagartos e as serpentes excretam essencialmente ácido úrico; muitas tartarugas excretam uma mistura de ácido úrico e uréia, e os crocodilos, principalmente amônia (Cragg e col., 1961). Isso se encaixa na generalização de que a excreção do nitrogênio está intimamente relacionada à disponibilidade de água no meio.

Os crocodilos e aligátors excretam amônia na urina, na qual o principal cátion é NH_4^+ e o principal ânion é HCO_3^- (Coulson e Hernandez, 1955). É possível que a presença desses íons na urina permita uma melhora na retenção de sódio e cloro em animais de água doce, que casualmente também perdem muito pouco sódio e cloro nas fezes.

Há pouca dúvida de que exista uma correlação estreita entre os habitats das tartarugas e a excreção de

nitrogênio. A tabela 9.6 mostra a composição de amostras de urina obtidas de oito espécies de tartarugas da Jardim Zoológico de Londres. As espécies fundamentalmente aquáticas excretam uma quantidade considerável de amônia e uréia e apenas quantidades mínimas de ácido úrico, ao passo que as espécies essencialmente terrestres excretam mais da metade de seu nitrogênio na forma de ácido úrico.

Há registros conflitantes acerca da excreção das tartarugas, isto é, se o produto principal é uréia ou ácido úrico, pois não apenas existem diferenças entre as espécies, mas também há diferenças individuais em uma mesma espécie, que pode excretar principalmente ácido úrico, uréia ou uma combinação de ambos. Um indivíduo pode até mesmo alternar, com o tempo, entre um composto e outro. O fato de que um pouco de ácido úrico precipitado possa permanecer na cloaca, enquanto a fração fluida da urina é expelida para o meio externo, torna duvidosa a determinação da quantidade de ácido úrico formada a partir da análise de uma ou várias amostras de urina. Um esvaziamento incompleto da cloaca pode fornecer uma quantidade de ácido úrico muito baixa e uma evacuação que inclua o precipitado acumulado por um período proporcionará uma quantidade muito grande.

A razão da mudança entre uréia e ácido úrico na excreção da tartaruga *Testudo mauritanica* parece ser uma

função direta da temperatura e do estado de hidratação do animal. A excreção do ácido úrico aumenta quando o balanço hídrico é desfavorável, mas o mecanismo que controla a mudança na atividade bioquímica da síntese de uréia para a de ácido úrico não é compreendido.

Rãs excepcionais

Foi mencionado no capítulo 8 que a rã africana *Chiromantis xerampelina* perde água muito lentamente através da pele, a uma taxa similar à dos répteis. Essa rã assemelha-se aos répteis também por excretar principalmente ácido úrico, em vez de uréia, como os anfíbios adultos normalmente o fazem. Esse é um achado sensacional porque desafia o conceito comumente aceito a respeito da excreção de nitrogênio em anfíbios. Não há dúvida acerca da exatidão do relato, pois o ácido úrico foi determinado na urina desse animal por meio de métodos enzimáticos específicos, perfazendo mais de 60 a 75% do peso seco da urina (Loveridge, 1970).

Uma rã sul-americana, *Phyllomedusa sauvagii*, apresenta características similares às dos répteis. Sua perda cutânea de água é da mesma magnitude que a da pele seca dos répteis e sua urina contém uma grande quantidade de um precipitado semi-sólido de urato (Shoemaker e col., 1972). A fração de nitrogênio total excretado como urato revelou-se ser de 80% na *Phyllomedusa* e uma maior ingestão de água não alterou a taxa de produção de urato. Nessas condições, essa espécie continua a produzir principalmente ácido úrico, mesmo se houver água amplamente disponível.

Quando a rã tem necessidade de conservar água, torna-se importante a excreção do ácido úrico, em vez de uréia. Estimou-se que essa rã, caso a uréia fosse seu produto de excreção, necessitaria em torno de 60 ml de água por dia por quilograma de peso corpóreo para a formação de urina. Ao contrário, *P. sauvagii*, por excretar ácido úrico, utiliza apenas 3,8 ml de água por dia por quilograma de peso corpóreo para a formação de urina (Schoemaker e McClanahan, 1975).

Outros aspectos

Amônia e pH urinário

A discussão precedente faz parecer que a amônia é excretada principalmente por animais aquáticos, po-

rém, isso não é completamente verdadeiro. A amônia é normalmente observada na urina de animais terrestres, servindo para a regulação do pH urinário. Caso a urina torne-se ácida, em virtude da excreção de produtos metabólicos ácidos, amônia será acrescentada para neutralizar o ácido em excesso.

O ácido em excesso é normalmente formado pelo metabolismo protéico, pois o produto final da oxidação do aminoácido cisteína, que contém enxofre, é o ácido sulfúrico. Quanto mais ácida a urina, mais amônia é adicionada. A amônia utilizada para a neutralização da urina ácida é produzida no rim e é derivada do aminoácido glutamina. A glutaminase é observada no rim e sua presença serve ao propósito específico de produzir amônia. A amônia na urina dos mamíferos, portanto, não tem conexão direta com aquela produzida no fígado, pela desaminação de aminoácidos e, nesse sentido, não deve ser considerada um produto final normal do metabolismo protéico.

Ácido nucléico e excreção de nitrogênio

Os ácidos nucléicos contêm dois grupos de compostos nitrogenados: as *purinas* (adenina e guanina) e as *pirimidinas* (citosina e timina). Em alguns animais, as purinas são excretadas na forma de ácido úrico (que é uma purina) e em outros, a estrutura da purina é degradada em vários intermediários ou em amônia, sendo que qualquer um pode ser excretado.

A estrutura das purinas, adenina e guanina é similar à do ácido úrico; cada uma contém um anel com 6 e um outro com 5 elementos. Entretanto, as pirimidinas, citosina e timina são constituídas por anéis de 6 elementos que contêm dois átomos de nitrogênio. Nos vertebrados superiores, as pirimidinas são degradadas pela abertura desses anéis, formando uma molécula de amônia e uma molécula de um β -aminoácido, que são subsequente-mente metabolizadas no esquema metabólico normal, por deaminação.

A degradação metabólica e excreção das purinas não foram estudadas tão a fundo quanto o metabolismo do nitrogênio protéico. Os principais aspectos, entretanto, estão relacionados na tabela 9.7. Aves, répteis terrestres e insetos degradam as purinas até ácido úrico e excretam este composto. São eles os mesmos animais que sintetizam ácido úrico a partir do nitrogênio-amino; é evidente que não teria sentido um animal sintetizar ácido úrico e

Tabela 9.7 Produtos nitrogenados finais do metabolismo das purinas em vários animais (Keilin, 1959).

Animal	Produto final
Aves	Ácido úrico
Répteis terrestres	Ácido úrico
Insetos	Ácido úrico
Homem, macaco, cachorro dalmata	Ácido úrico
Mamíferos (exceto os anteriores)	Alantoína
Moluscos gastrópodos	Alantoína
Dípteros	Alantoína
Alguns peixes teleósteos	Ácido alantóico
Anfíbios	Uréia
Teleósteos	Uréia
Elasmobrânquios	Uréia
Moluscos lamelibrânquios (água doce)	Uréia
Moluscos lamelibrânquios (marinhos)	Amônia
Maioria dos outros invertebrados aquáticos	Amônia

também ter mecanismos para degradá-lo. Portanto, não se pode esperar uma degradação mais intensa das purinas em animais nos quais o ácido úrico é o produto final do metabolismo protéico.

Entre os mamíferos, os seres humanos, os macacos e o cachorro dalmata formam um grupo especial: excretam ácido úrico, enquanto os mamíferos em geral excretam alantoína. Esta substância é formada a partir do ácido úrico em uma única etapa na presença da enzima uricase, que está ausente no homem e nos macacos. Devido à sua baixa solubilidade, o ácido úrico é, às vezes, depositado no organismo humano, causando inchaço das articulações e uma doença extremamente dolorosa, a gota. Se os seres humanos tivessem conservado a enzima uricase, essa doença seria desconhecida.

Embora os cachorros dálmatas excretem ácido úrico em quantidade muito mais elevadas que outros cachorros, isso não é resultante de um defeito metabólico. O fígado dos cachorros contém uricase e é formada um pouco de alantoína; entretanto, o dalmata exibe uma deficiência renal que impede a reabsorção tubular de ácido úrico (como ocorre em outros animais, incluindo os mamíferos) e este é, portanto, perdido na urina mais rapidamente do que pode ser convertido em alantoína pelo fígado (Yü e col., 1960). Há evidências significativas de que o ácido úrico no cachorro dalmata, além de ser

filtrado no glomérulo, é também excretado por transporte tubular ativo (Keilin, 1959).

O aspecto mais surpreendente do metabolismo dos ácidos nucleicos é que os animais “superiores” relacionados no alto da tabela 9.7 são completamente desprovidos das enzimas necessárias para a degradação das purinas. Entre os animais “inferiores”, verifica-se uma complexidade crescente nos sistemas bioquímicos e enzimáticos para a degradação complementar das purinas. Portanto, os animais “mais inferiores”, nesse caso, possuem os sistemas enzimáticos mais completos.

Guanina

Em aranhas, a *guanina* é o principal produto da excreção. Parece ser sintetizada a partir do nitrogênio-amino, embora a via completa seja desconhecida. Algumas aranhas, notadamente as tarântulas comedoras de aves, após uma refeição, excretam mais de 90% do total de nitrogênio na forma de guanina (Peschen, 1939). Na aranha comum de jardim, *Araneus diadematus*, a identificação da guanina foi confirmada por meio de um método enzimático altamente específico.

A guanina é amplamente encontrada em diversos outros animais. Por exemplo, o brilho prateado das escamas dos peixes é causado por um depósito de cristais de guanina.

A bexiga natatória dos peixes, que contém gases que, por vezes, são submetidos a pressões muito altas (dependendo da profundidade na qual o peixe vive), é extremamente impermeável à perda de gases por difusão devido a ação da guanina. Essa substância é encontrada na forma de cristais muito finos, em camadas múltiplas, cada uma com cerca de 0,02 µm de espessura. A baixa condutância da parede da bexiga natatória aos gases reduz a energia metabólica, que de outra forma seria necessária para repor a perda de gases por difusão (ver Cap. 10).

O caracol de jardim, *Helix*, excreta guanina, mas apenas até cerca de 20% da excreção total de purina, o restante é excretado na forma de ácido úrico. É possível que essa fração seja derivada do metabolismo do ácido nucleico, enquanto o restante do nitrogênio vem do metabolismo protéico.

Os *aminoácidos* não são os principais produtos finais do metabolismo protéico, mas são encontrados em pequena quantidade na urina de muitos animais. Pareceria mais econômico para um animal desaminar o

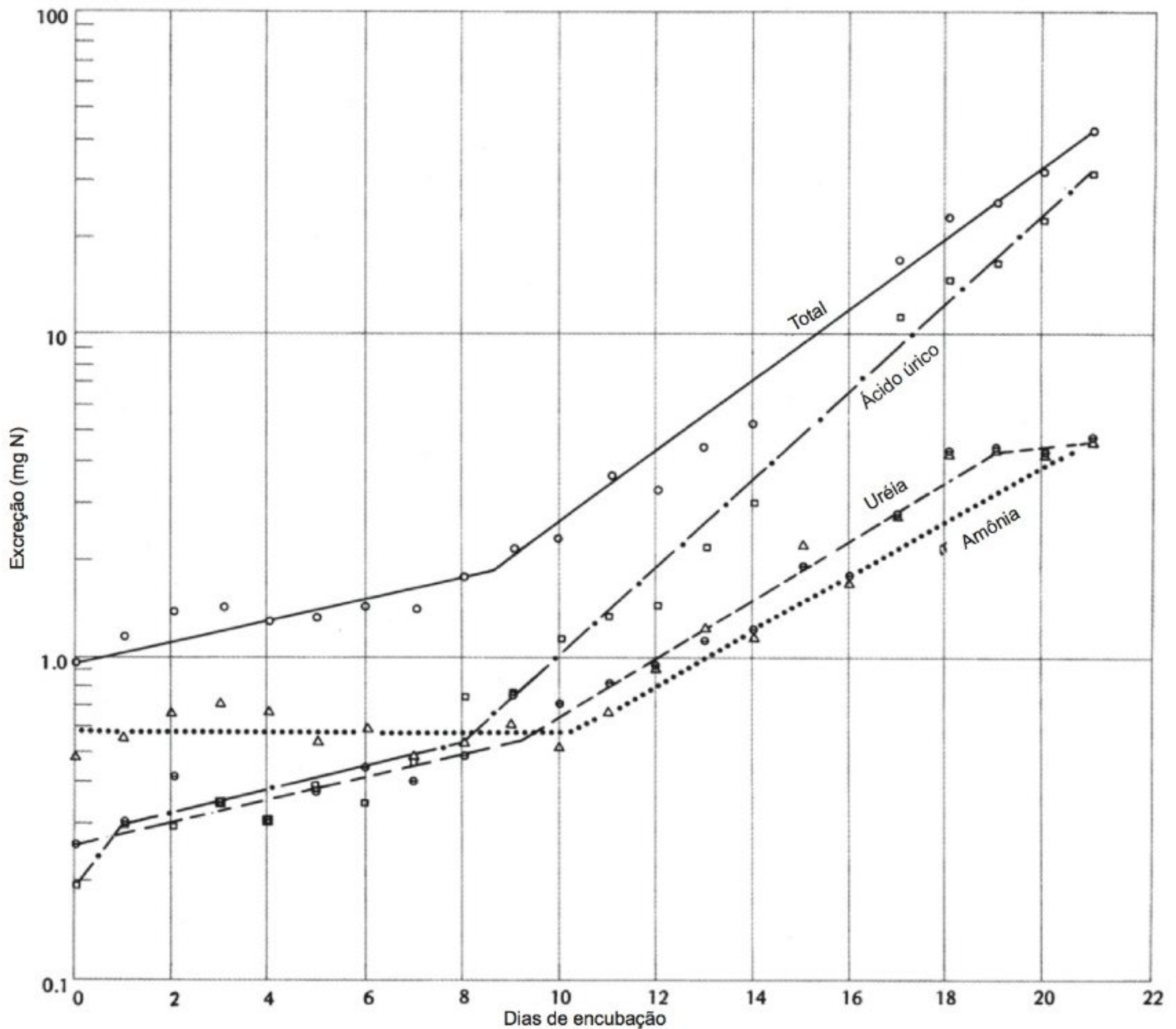


Fig. 9.15 Acúmulo de produtos nitrogenados no embrião de aves durante a incubação do ovo. A uréia e o ácido úrico são formados desde o início da incubação, entretanto, o ácido úrico predomina posteriormente. A amônia, também presente desde o início, permanece constante por cerca de 10 dias e depois apresenta níveis elevados durante todo o período de incubação (Clark e Fischer, 1957).

aminoácido, excretar a amônia do modo usual e utilizar o ácido orgânico resultante no metabolismo energético, mas em razão da função secundária que os aminoácidos possuem na excreção, ela não será discutida aqui em detalhes.

A teoria da recapitulação

A excreção de nitrogênio no embrião de aves em desenvolvimento é modificada com o tempo e apresenta uma série de picos; inicialmente com a amônia como produto final principal, depois uréia e por fim, ácido

úrico. Esse padrão é considerado uma *recapitulação* dos acontecimentos evolutivos que terminam com a excreção do ácido úrico pelas aves. Tem sido relatado que a produção de amônia no embrião das aves atinge o seu máximo em 4 dias, a de uréia em 9 dias e a de ácido úrico em 11 dias de incubação (Baldwin, 1949).

Um estudo realizado mais recentemente mostrou que a excreção de nitrogênio no embrião de aves difere de maneira marcante do padrão com picos anteriormente relatados (Clark e Fischer, 1957). Todos os três principais excretas – amônia, uréia e ácido úrico – estão presentes e são formados desde o início do desenvolvimento embrionário. Próximo ao término do período de incubação, o ácido úrico é de longe o produto predominante. Entretanto, os níveis de uréia e amônia continuam a aumentar durante todo o período de incubação, e no momento da eclosão do ovo, ambas estão presentes em quantidades aproximadamente iguais. Ao final da incubação, o filhote de ave excretou 40 mg de nitrogênio, dos quais 23% estavam divididos igualmente entre uréia e amônia e o restante sob a forma de ácido úrico (Fig. 9.15).

Qual a razão para esses relatos conflitantes? Os resultados mais antigos podem ser menos precisos devido às técnicas analíticas primitivas, mas isso dificilmente explicaria a observação de picos distintos. A principal razão é que simplesmente os primeiros resultados foram expressos como a quantidade de cada produto de excreção em relação ao peso do embrião. Mas, como o embrião aumenta de tamanho continuamente, a um ritmo crescente, um pico artificial é criado pela divisão da quantidade de cada produto de excreção pelo peso do embrião.

De fato, todos os três excretas estão presentes desde o início e seus níveis elevam-se durante o desenvolvimento embrionário, mas a amônia não aumenta significativamente antes do décimo dia de incubação. A uréia produzida pelo embrião não é sintetizada a partir do nitrogênio dos aminoácidos, pelo ciclo da ornitina, mas pela ação da arginase sobre a arginina (Eakin e Fisher, 1958). Portanto, nem a produção de amônia nem a de uréia no embrião de aves sustentam a asserção de que o desenvolvimento bioquímico embrionário recapitula a história evolutiva da excreção de nitrogênio.

Foram discutidos os diversos órgãos excretores e as características que eles têm em comum. Os órgãos excretores eliminam os produtos metabólicos residuais,

auxiliam na manutenção das concentrações apropriadas de sais e outros solutos e regulam o conteúdo de água do organismo por meio de um balanço criteriosamente regulado entre a conservação de um componente escasso útil e a remoção de um excesso.

REFERÊNCIAS

- Baldwin, E. (1949) *An Introduction to Comparative Biochemistry*. Cambridge: Cambridge University Press. 164 pp.
- Balinsky, J. B., Choritz, E. L., Coe, C. G. L., and Van Der Schans, G. S. (1967) Amino acid metabolism and urea synthesis in naturally aestivating *Xenopus laevis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 22:59–68.
- Balinsky, J. B., Cragg, M. M., and Baldwin, E. (1961) The adaptation of amphibian waste nitrogen excretion to dehydration. *Comp. Biochem. Physiol.* 3:236–244.
- Braun, G., Kümmel, G., and Mangos, J. A. (1966) Studies on the ultrastructure and function of a primitive excretory organ, the protonephridium of the Rotifer *Asplanchna priodonta*. *Pflügers Arch.* 289:141–154.
- Brown, G. W., Jr., Brown, W. R., and Cohen, P. P. (1959) Comparative biochemistry of urea synthesis. 2. Levels of urea cycle enzymes in metamorphosing *Rana catesbeiana* tadpoles. *J. Biol. Chem.* 234:1775–1780.
- Burger, J. W. (1957) The general form of excretion in the lobster, *Homarus*. *Biol. Bull.* 113:207–223.
- Clark, H., and Fischer, D. (1957) A reconsideration of nitrogen excretion by the chick embryo. *J. Exp. Zool.* 136:1–15.
- Costa, G., Kerins, M. E., Kantor, F., Griffith, K., and Cummings, W. B. (1974) Conversion of protein nitrogen into gaseous catabolites by the chick embryo. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 71:451–454.
- Costa, G., Ullrich, L., Kantor, F., and Holland, J. F. (1968) Production of elemental nitrogen by certain mammals including man. *Nature, Lond.* 218:546–551.
- Coulson, R. A., and Hernandez, T. (1955) Renal excretion of carbon dioxide and ammonia by the alligator. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 88:682–687.
- Cragg, M. M., Balinsky, J. B., and Baldwin, E. (1961) A comparative study of nitrogen excretion in some amphibia and reptiles. *Comp. Biochem. Physiol.* 3:227–235.

- Eakin, R. E., and Fisher, J. R. (1958) Patterns of nitrogen excretion in developing chick embryos. In *The Chemical Basis of Development* (W. D. McElroy and B. Glass, eds.), pp. 514–522. Baltimore: Johns Hopkins Press.
- Eastman, J. T., DeVries, A. L., Coalson, R. E., Nordquist, R. E., and Boyd, R. B. (1979) Renal conservation of antifreeze peptide in Antarctic eelpout, *Rhigophila dearborni*. *Nature, Lond.* 282:217–218.
- Forster, R. P. (1940) A renal clearance analysis of phenol red elimination in the frog. *J. Cell Comp. Physiol.* 16:113–122.
- Forster, R. P., and Goldstein, L. (1966) Urea synthesis in the lungfish: Relative importance of purine and ornithine cycle pathways. *Science* 153:1650–1652.
- Goldstein, L., Janssens, P. A., and Forster, R. P. (1967) Lungfish *Neoceratodus forsteri*: Activities of ornithine-urea cycle and enzymes. *Science* 157:316–317.
- Goodrich, E. S. (1945) The study of nephridia and genital ducts since 1895. *Q. J. Microsc. Sci.* 86:113–392.
- Gottschalk, C. W. (1961) Micropuncture studies of tubular function in the mammalian kidney. *Physiologist* 4:35–55.
- Greenwald, L. and Stetson, D. (1988) Urine concentration and the length of the renal papilla. *News Physiol. Sci.* 3:46–49.
- Gross, W. J., and Capen, R. L. (1966) Some functions of the urinary bladder in a crab. *Biol. Bull.* 131:272–291.
- Harrison, F. M. (1962) Some excretory processes in the abalone, *Haliotis rufescens*. *J. Exp. Biol.* 39:179–192.
- Hilger, H. H., Klümper, J. D., and Ullrich, K. J. (1958) Wasserrückresorption und Ionentransport durch die Sammelrohrzellen der Säugetierrniere (Mikroanalytische Untersuchungen). *Pflügers Arch.* 267:217–237.
- Hopkins, D. L. (1946) The contractile vacuole and the adjustment to changing concentration in freshwater amoebae. *Biol. Bull.* 90:158–176.
- Janssens, P. A., and Cohen, P. P. (1966) Ornithine-urea cycle enzymes in the African lungfish, *Protopterus aethiopicus*. *Science* 152:358–359.
- Keilin, J. (1959) The biological significance of uric acid and guanine excretion. *Biol. Rev.* 34:265–296.
- Kokko, J. P. (1974) Membrane characteristics governing salt and water transport in the loop of Henle. *Fed. Proc.* 33:25–30.
- Kokko, J. P., and Tisher, C. C. (1976) Water movement across nephron segments involved with the countercurrent multiplication system. *Kidney Int.* 10:64–81.
- Lockwood, A. P. M. (1961) The urine of *Gammarus duebeni* and *G. pulex*. *J. Exp. Biol.* 38:647–658.
- Loveridge, J. P. (1970) Observations on nitrogenous excretion and water relations of *Chiromantis xerampelina* (Amphibia, Anura). *Arnoldia* 5:1–6.
- MacMillen, R. E., and Lee, A. K. (1967) Australian desert mice: Independence of exogenous water. *Science* 158:383–385.
- Marshall, E. K., Jr. (1933) The secretion of urea in the frog. *J. Cell. Comp. Physiol.* 2:349–353.
- McNabb, R. A., and McNabb, F. M. A. (1975) Urate excretion by the avian kidney. *Comp. Biochem. Physiol.* 51A:253–258.
- Minnich, J. E. (1972) Excretion of urate salts by reptiles. *Comp. Biochem. Physiol.* 41A:535–549.
- Moyle, V. (1949) Nitrogenous excretion in chelonian reptiles. *Biochem. J.* 44:581–584.
- Murrish, D. E., and Schmidt-Nielsen, K. (1970) Water transport in the cloaca of lizards: Active or passive? *Science* 170:324–326.
- Nechay, B. R., Boyarsky, S., and Catacutan-Labay, P. (1968) Rapid migration of urine into intestine of chickens. *Comp. Biochem. Physiol.* 26:369–370.
- Needham, J. (1931) *Chemical Embryology*, vol. I, pp. 1–614; vol. II, pp. 615–1254; vol. III, pp. 1255–1724. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oschman, J. L., and Wall, B. J. (1969) The structure of the rectal pads of *Periplaneta americana* L. with regard to fluid transport. *J. Morphol.* 127:475–510.
- Patterson, D. J. (1980) Contractile vacuoles and associated structures: Their organization and function. *Biol. Rev.* 55:1–46.
- Peschen, K. E. (1939) Untersuchungen über das Vorkommen und den Stoffwechsel des Guanins im Tierreich. *Zool. Jahrb.* 59:429–462.
- Pontin, R. M. (1964) A comparative account of the protonephridia of *Asplanchna* (Rotifera) with special reference to the flame bulbs. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 142:511–525.
- Poulson, T. L. (1965) Countercurrent multipliers in avian kidneys. *Science* 148:389–391.
- Ramsay, J. A. (1949) The site of formation of hypotonic urine in the nephridium. *J. Exp. Biol.* 26:65–75.
- Ramsay, J. A. (1964) The rectal complex of the mealworm *Tenebrio molitor*, L. (Coleoptera, Tenebrionidae). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 248:279–314.
- Ramsay, J. A., and Riegel, J. A. (1961) Excretion of inulin by Malpighian tubules. *Nature, Lond.* 191:1115.
- Richards, A. N. (1935) Urine formation in the amphibian kidney. *Harvey Lect.* 30:93–118.
- Riddick, D. H. (1968) Contractile vacuole in the amoeba, *Pelomyxa carolinensis*. *Am. J. Physiol.* 215:736–740.

Schmidt-Nielsen, B., and Forster, R. P. (1954) The effect of dehydration and low temperature on renal function in the bullfrog. *J. Cell. Comp. Physiol.* 44:233–246.

Schmidt-Nielsen, B., and O'Dell, R. (1961) Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney. *Am. J. Physiol.* 200:1119–1124.

Schmidt-Nielsen, B., and Rabinowitz, L. (1964) Methylurea and acetamide: Active reabsorption by elasmobranch renal tubules. *Science* 146:1587–1588.

Schmidt-Nielsen, B., and Schrauger, C. R. (1963) *Amoeba proteus*: Studying the contractile vacuole by micropuncture. *Science* 139:606–607.

Schmidt-Nielsen, K. (1964) *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*. Oxford: Clarendon Press. 277 pp. Reprinted by Dover Publications, New York, 1979.

Schmidt-Nielsen, K., Borut, A., Lee, P., and Crawford, E. C., Jr. (1963) Nasal salt excretion and the possible function of the cloaca in water conservation. *Science* 142:1300–1301.

Schmidt-Nielsen, K., and Lee, P. (1962) Kidney function in the crab-eating frog (*Rana cancrivora*). *J. Exp. Biol.* 39:167–177.

Shannon, J. A., and Fisher, S. (1938) The renal tubular reabsorption of glucose in the normal dog. *Am. J. Physiol.* 122:766–774.

Shoemaker, V. H., Balding, D., and Ruibal, R. (1972) Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175:1018–1020.

Shoemaker, V. H., and McClanahan, L. L., Jr. (1975) Evaporative water loss, nitrogen excretion and osmoregulation in Phyllomedusine frogs. *J. Comp. Physiol.* 100:331–345.

Skadhauge, E. (1976) Cloacal absorption of urine in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 55A:93–98.

Smith, H. W. (1929) The excretion of ammonia and urea by the gills of fish. *J. Biol. Chem.* 81:727–742.

Smith, H. W. (1951) *The Kidney: Structure and Function in Health and Disease*. New York: Oxford University Press. 1049 pp.

Smith, H. W. (1959) *From Fish to Philosopher*. Summit, N. J.: CIBA. 304 pp. Reprinted by Doubleday, Garden City, N.Y., 1961.

Somero, G. N. (1986) From dogfish to dogs: Trimethylamines protect proteins from urea. *News Physiol. Sci.* 1:9–12.

Starling, E. H. (1899) The glomerular functions of the kidney. *J. Physiol.* 24:317–330.

Wigglesworth, V. B. (1931) The physiology of excretion in a blood-sucking insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). 2. Anatomy and histology of the excretory system. *J. Exp. Biol.* 8:428–442.

Yü, T. F., Berger, L., Kupfer, S., and Gutman, A. B. (1960) Tubular secretion of urate in the dog. *Am. J. Physiol.* 199:1199–1204.

LEITURAS COMPLEMENTARES

Brown, J. A., Balmet, R. J., and Rankin, J. C. (eds.) (1993) *New Insights in Vertebrate Kidney Function. Soc. Exp. Biol. Sem. Ser.*, vol. 52. Cambridge: Cambridge University Press. 389 pp.

Campbell, J. W. (1970) *Comparative Biochemistry of Nitrogen Metabolism*, vol. 1, *The Invertebrates*. New York: Academic Press. 493 pp.

Cochran, D. G. (1975) Excretion in insects. In *Insect Biochemistry and Function* (D. J. Candy and B. A. Kilby, eds.), pp. 179–281. New York: Wiley.

Dantzler, W. H. (1976) Renal function (with special emphasis on nitrogen excretion). In *Biology of the Reptilia*, vol. 5, *Physiology A* (C. Gans and W. R. Dawson, eds.), pp. 447–503. London: Academic Press.

Dantzler, W. H., and Braun, E. J. (1980) Comparative nephron function in reptiles, birds, and mammals. *Am. J. Physiol.* 239: R197–R213.

Denton, D. (1982) *The Hunger for Salt. An Anthropological, Physiological, and Medical Analysis*. New York: Springer-Verlag. 650 pp.

Greenwald, L. (1989) The significance of renal relative medullary thickness. *Physiol. Zool.* 62: 1005–1014.

Hadley, N. F. (1994) *Water Relations of Terrestrial Arthropods*. San Diego, CA: Academic Press. 356 pp.

Kirschner, L. B. (1967) Comparative physiology: Invertebrate excretory organs. *Annu. Rev. Physiol.* 29: 169–196.

Knox, F. G. (ed.) (1982) Comparative physiology of the control of renal function. *Fed. Proc.* 41: 2347–2384.

Loveridge, J. P. (1993) Nitrogenous Excretion in the Amphibia, In *New Insights in Vertebrate Kidney Function* (J. A. Brown, R. J. Balmet, and J. C. Rankin, eds.), pp. 135–144. *Soc. Exp. Biol. Sem. Ser.*, vol. 52. Cambridge: Cambridge University Press. 389pp.

Maddrell, S. H. P. (1971) The mechanism of insect excretory systems. *Adv. Insect Physiol.* 8: 199–331.

McNabb, R. A., and McNabb, F. M. A. (1980) Physiological chemistry of uric acid: Solubility, colloid and ion-binding properties. *Comp. Biochem. Physiol.* 67A: 27–34.

- Orloff, J., Berliner, R. W., and Geiger, S. R. (eds.) (1973) *Handbook of Physiology*, sect. 8, *Renal Physiology*. Washington, D. C.: American Physiological Society. 1082 pp.
- Patterson, D. J. (1980) Contractile vacuoles and associated structures: Their organization and function. *Biol. Rev.* 55: 1–46.
- Peaker, M., and Linzell, J. L. (1975) *Salt Glands in Birds and Reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press. 307 pp.
- Phillips, J. (1981) Comparative physiology of insect renal function. *Am. J. Physiol.* 241: R241–R257.
- Skadhauge, E. (1981) *Osmoregulation in Birds*. Berlin: Springer-Verlag. 203 pp.
- Smith, H. W. (1951) *The Kidney: Structure and Function in Health and Disease*. New York: Oxford University Press. 1049 pp.
- Vander, A. J. (1994) *Renal Physiology*. New York: McGraw-Hill. 283 pp.
- Wall, B. J., and Oschman, J. L. (1975) Structure and function of the rectum in insects. *Fortschr. Zool.* 23 (2/3):193–222.
- Windhager, E. E. (1992) *Renal Physiology*, 2 vols. New York: Oxford University Press. 2516 pp.
- Wright, P. A. (1995) Nitrogen excretion: three end products, many physiological roles. *J. Exp. Biol.* 198: 273–281.
- Yancey, P. H., Clark, M. E., Hand, S. C., Bowlus, R. D., and Somero, G. N. (1982) Living with water stress: Evolution of osmolyte systems. *Science* 217: 1214–1222.

PARTE CINCO

MOVIMENTO, INFORMAÇÃO, INTEGRAÇÃO

Tendemos a pensar que os movimentos estão associados principalmente à locomoção, ou seja, um animal que se movimenta de um lugar a outro. Entretanto, mesmo animais que permanecem fixos e nunca se movimentam (p. ex., corais e esponjas), apresentam uma grande diversidade de movimentos. Deve ser considerado também como um animal movimenta água pelas brânquias, alimento pelo trato intestinal ou sangue pelo sistema vascular.

O número de mecanismos utilizados para a realização de movimento é limitado, embora seus usos variem muito. Serão discutidos três mecanismos básicos, os movimentos *amebóide*, *ciliar* e *muscular*.

O *movimento amebóide* tem seu nome derivado da movimentação da ameba, um organismo unicelular descrito em qualquer livro de Biologia. A locomoção amebóide implica em grandes modificações da forma da célula, fluxo de citoplasma e atividade de pseudópodes.

A *locomoção ciliar* é o modo característico de movimentação de protozoários ciliados, como o paramécio. Entretanto, os cílios são observados em todos os filos

animais e servem para uma variedade de funções. Por exemplo, os cílios criam correntes que movimentam água através das brânquias dos bivalves ou movimentam fluido no sistema hidráulico dos equinodermes. As vias respiratórias dos vertebrados que respiram o ar atmosférico são revestidas por células ciliadas que lentamente removem partículas estranhas que se alojam em suas superfícies. Os espermatozóides da maioria dos animais movimentam-se com o auxílio de uma cauda, que em princípio age como um cílio.

O *movimento muscular* é o mecanismo fundamental utilizado em uma imensa maioria de diferentes movimentos. Ele depende do uso de músculos, os quais em todo o reino animal têm uma característica universal – a capacidade de exercer força pelo encurtamento dos mesmos.

Neste capítulo, serão considerados principalmente os músculos e a utilização destes na locomoção animal. Um aspecto importante a ser abordado é o modo como os animais conseguem utilizar a energia muscular da maneira mais econômica possível.

LOCOMOÇÃO AMEBÓIDE, CILIAR FLAGELAR

Movimento amebóide

O que se designa como movimento amebóide é característico de alguns protozoários, fungos e glóbulos brancos de vertebrados. O movimento dessas células está associado a correntes citoplasmáticas, modificações na forma da célula e expansão dos pseudópodes. Essas alterações são facilmente observadas ao microscópio, mas os mecanismos envolvidos na execução do movimento não são bem compreendidos e o mecanismo subjacente ao movimento amebóide ainda é controverso (Harris, 1994).

Quando uma ameba se movimenta, seu citoplasma flui por entre prolongamentos celulares (*pseudópodes*) recém formados, que se parecem com braços que gradualmente se expandem e se avolumam de modo que a célula por inteiro ocupa o espaço onde previamente apenas um pequeno pseudópode havia começado a se formar. À medida que a célula se move, novos pseudópodes são formados na direção do movimento, enquanto as partes posteriores são retraídas.

Em uma ameba, a camada mais externa, o *ectoplasma*, é um gel relativamente firme. Quando o pseudópode é formado, o *endoplasma*, que é mais líquido, flui para o interior desse, e um novo ectoplasma é formado na superfície. Na porção posterior da célula que avança, o gel ectoplasmático é então convertido em uma solução coloidal endoplasmática mais líquida, pela transformação gel-sol.

Qual é a força motriz que cria correntes no endoplasma? Uma sugestão é que a contração do material da extremidade posterior da ameba impulsiona o endoplasma na direção anterior e força-o para o interior do pseudópode em expansão. Uma menor viscosidade em determinadas partes do endoplasma facilitaria a criação de correntes, e a força motriz seria criada pelas diferenças mínimas de pressão.

O movimento amebóide tem semelhanças evidentes com o fluxo citoplasmático (*ciclose*), um fenômeno comumente observado em todos os tipos de células, vegetal ou animal, que tem um papel importante no transporte intracelular. Os conceitos acerca do surgimento das forças intracelulares têm sido modificados radicalmente nos últimos anos, porque duas proteínas importantes

geradoras de força, actina e miosina, foram descobertas em todas as células eucariontes (todas as células – animal, vegetal e protozoários – exceto em bactérias e algas verde-azuladas). As actinas, de origens as mais variadas, são surpreendentemente similares do ponto de vista estrutural e ocorrem como filamentos finos no interior da célula.

Parece, portanto, que o fluxo citoplasmático e a formação de pseudópodes dependem da interação entre filamentos de miosina e actina; em outras palavras, o mesmo mecanismo fundamental da contração muscular. A miosina, proveniente de várias origens, é mais diversa que a actina, porém, liga-se de modo reversível aos filamentos de actina e todos os tipos catalisam a hidrólise do trifosfato de adenosina (ATP), a fonte universal de energia para o movimento.

A existência de um sistema gerador de força na ameba ajuda a compreender como o movimento amebóide pode ocorrer. Entretanto, estudos experimentais adicionais dificilmente serão realizados, pois não se consegue medir diretamente as forças mecânicas envolvidas, em parte devido ao pequeno tamanho da ameba, e de outro lado, pela ausência de estruturas mecânicas que possam ser submetidas à manipulação e medidas diretas. Em geral, ainda há discórdias consideráveis em relação aos mecanismos subjacentes ao movimento amebóide (Harris, 1994).

Movimentação por cílios e flagelos

Cílios e flagelos possuem uma estrutura interna similar, sendo que a diferença entre eles está relacionada aos diferentes padrões de batimento. Um flagelo, tal como uma cauda de um espermatozóide, bate com uma ondulação simétrica, que é propagada como uma onda ao longo do flagelo. Em contraste, um cílio bate de modo assimétrico com uma batida rápida como uma pancada, em uma única direção, seguido por um movimento mais lento de recuperação, quando então o cílio inclinado retorna à sua posição original (Fig. 10.1). No movimento flagelar, a água é propulsionada paralelamente ao eixo do flagelo; no movimento ciliar, a água é propulsionada paralelamente à superfície onde estão situados os cílios (Fig. 10.2).

Uma célula flagelada geralmente possui apenas um ou poucos flagelos; uma célula ciliada, como um paramecício, pode ter milhares de cílios distribuídos sobre sua

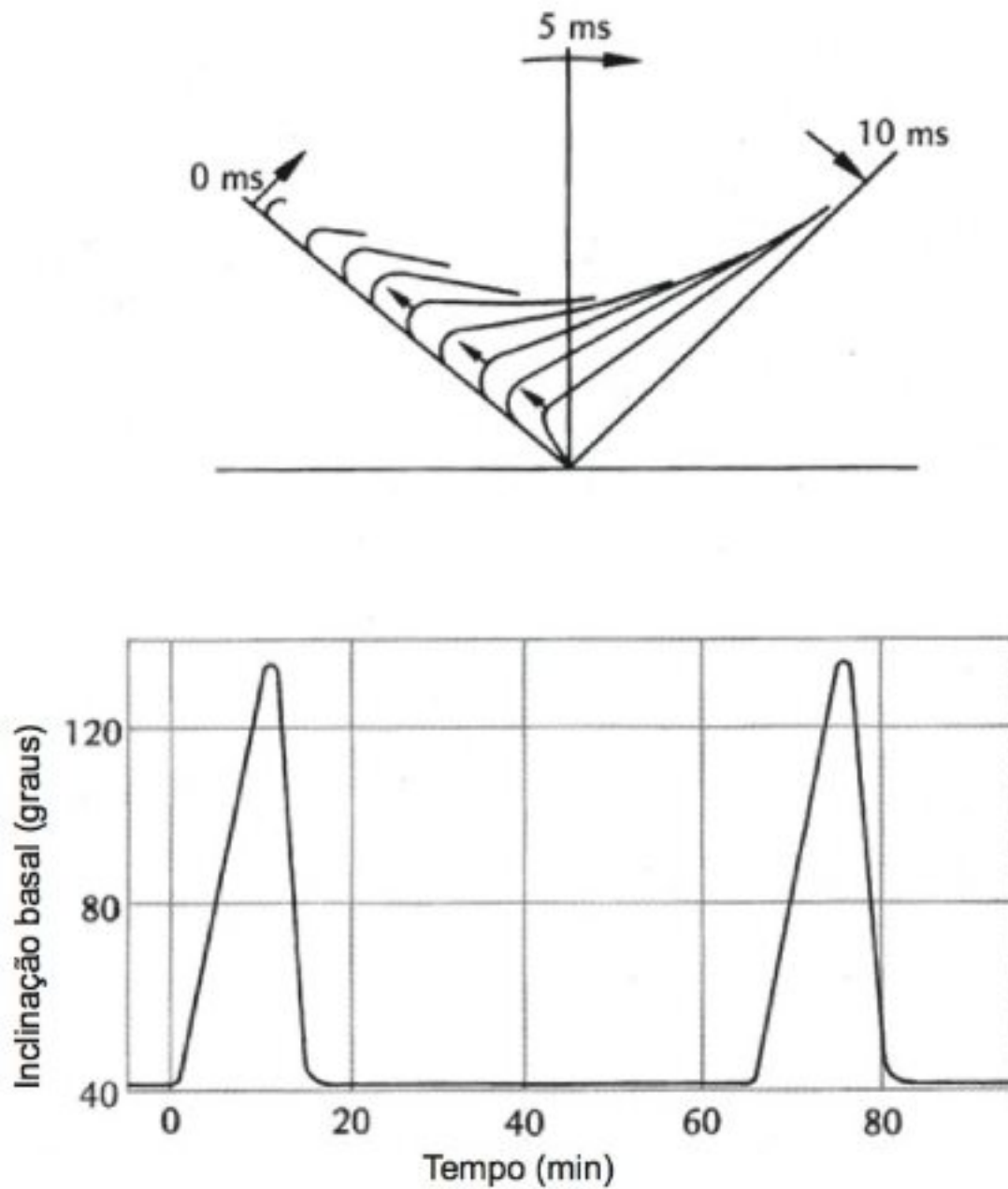


Fig. 10.1 Diagrama demonstrando a sincronia do batimento ciliar do ctenóforo *Pleurobrachia*, desenhado a partir de um filme realizado a 17°C. A posição de um cílio é mostrada a intervalos de 5 m. O batimento gerador de potência demora 10 m e o batimento completo de retorno, 50 m. Depois, o cílio permanece na posição inicial até que o próximo batimento se inicie em 65 m (Sleigh, 1968).

superfície. Entretanto, é difícil fazer uma distinção nítida entre flagelos e cílios. Suas estruturas internas são idênticas, os movimentos são gerados dentro de organelas e os padrões intermediários de movimento são comuns.

Os flagelos das bactérias são bastante diferentes. São mais finos (cerca de 0,02 μm de diâmetro, em comparação com 0,25 μm para os flagelos e cílios verdadeiros), curtos, relativamente rígidos e rotacionados por forças originárias na base da célula à qual estão ligados (Berg e Anderson, 1973).

Os cílios e flagelos ocorrem em muitos protozoários e são de importância fundamental na locomoção. Os espermatozoides de um grande número de animais movimentam-se por meio de flagelos. As brânquias chiadas e os tentáculos, comuns em muitos invertebrados, destinam-se a duas funções: trocas respiratórias e filtração da água para obtenção de partículas alimentares.

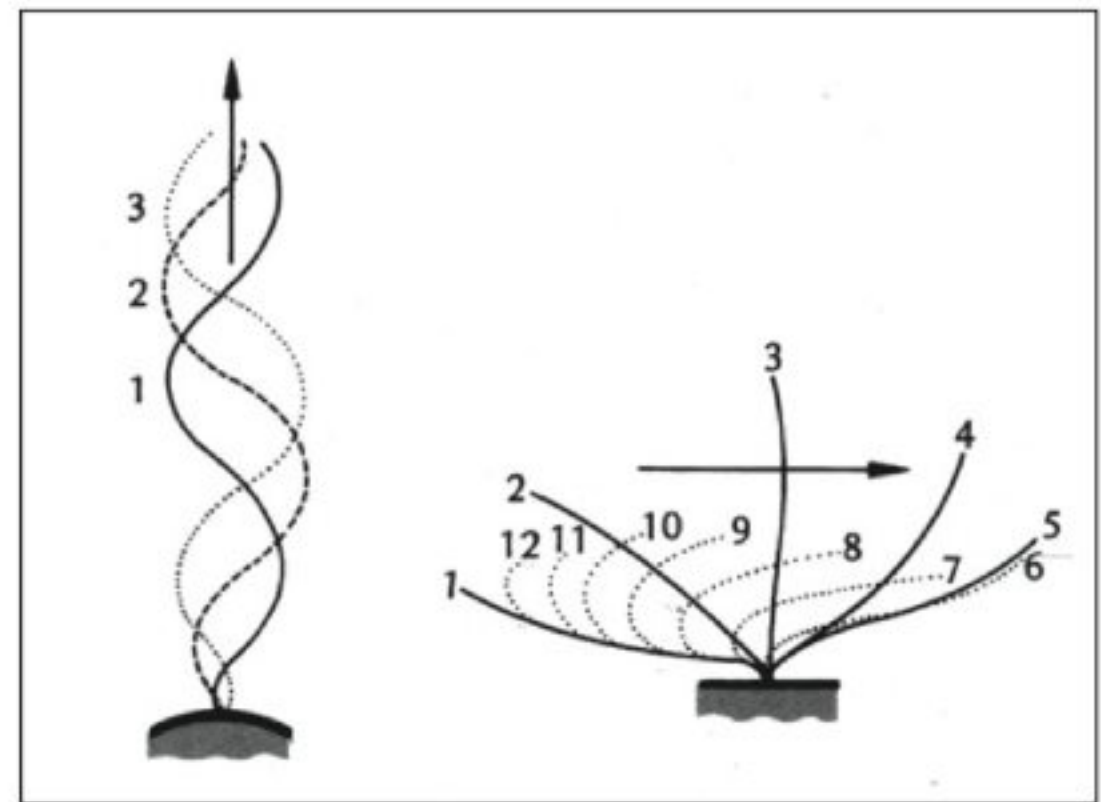
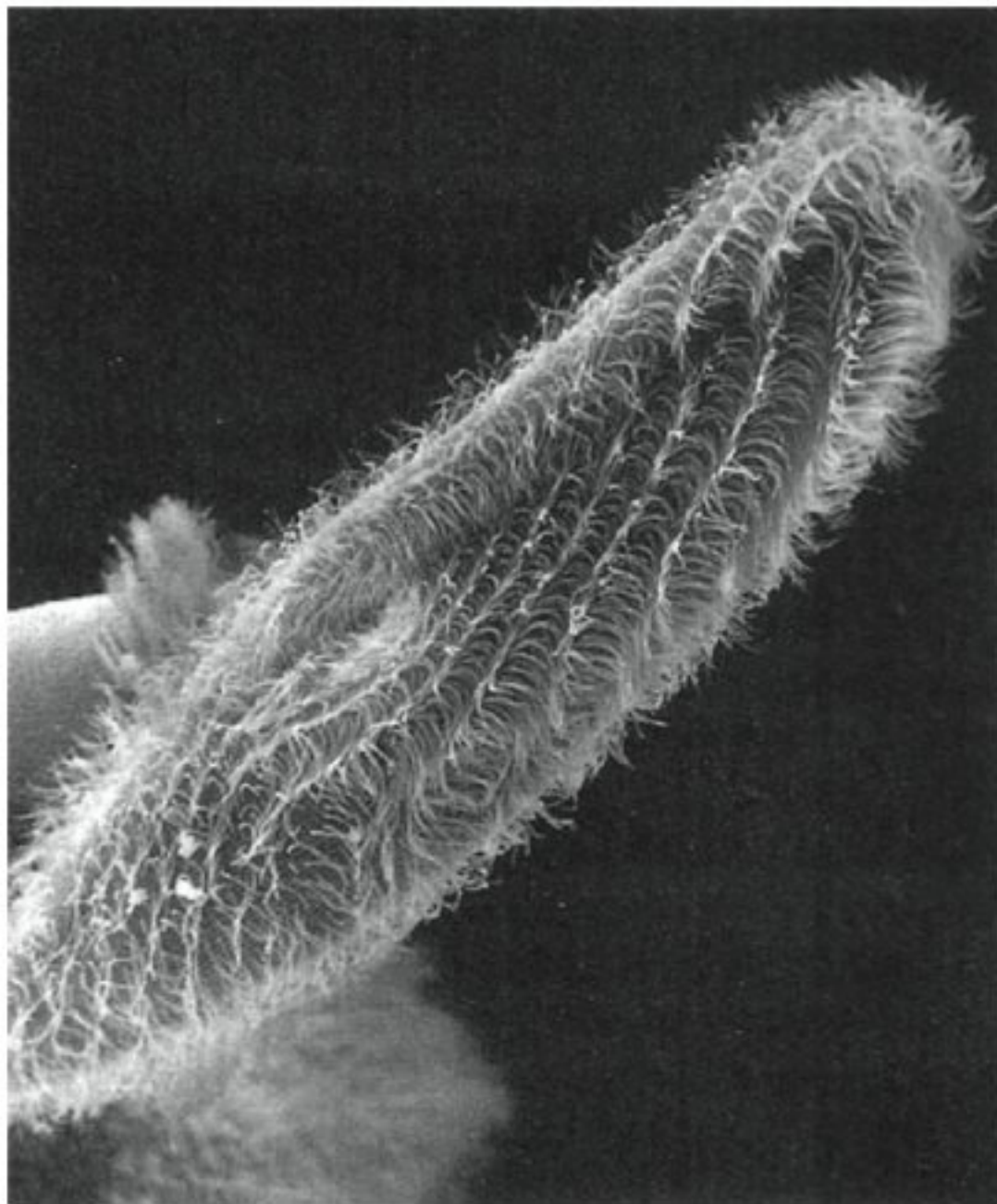


Fig. 10.2 O batimento típico de um flagelo (à esquerda) propulSIONA água paralelamente ao eixo principal do flagelo (seta). O batimento de um cílio (à direita) propulSIONA água paralelamente à superfície à qual o cílio está ligado (Sleigh, 1974).

Os cílios são comuns também em animais com maior grau de organização, onde servem, por exemplo, para movimentar fluidos em tubos, como os dos sistemas reprodutor e excretor (p. ex., os nefrídeos dos anelídeos). Em mamíferos, os epitélios ciliados auxiliam o transporte de material junto às superfícies internas, como a movimentação de muco no trato respiratório e o ovo no interior do oviducto.

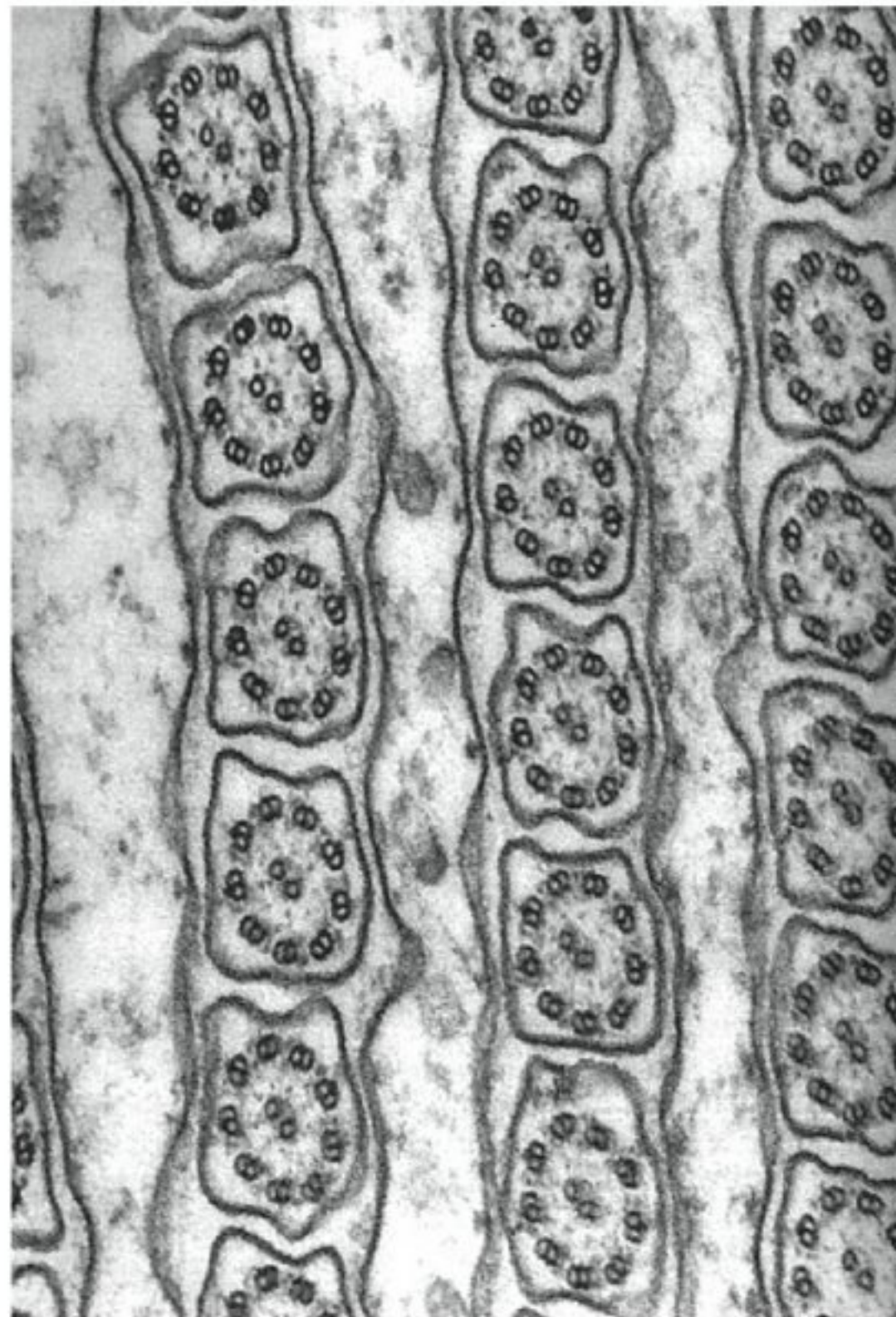
Os cílios são encontrados em todos os filos animais. Os insetos eram anteriormente considerados uma exceção, pois não exibem cílios funcionais. Entretanto, estruturas ciliares modificadas, reconhecidas pela distribuição característica 9 + 2 filamentos internos, estão presentes nos olhos dos insetos, bem como na maioria dos outros órgãos sensoriais na maioria dos filos animais. A principal exceção são os olhos de alguns invertebrados e os receptores gustativos dos vertebrados. Em muitos casos,



PROTOZOÁRIO CILIADO O batimento coordenado dos cílios do *Paramecium caudatum* dá a aparência de ondas passando sobre a superfície. O comprimento de todo o animal é em torno de 150 μm . (Cortesia de Robert L. Hammersmith, Universidade de Indiana.)

onde a estrutura ciliar é reconhecida em um órgão sensorial, é difícil determinar sua importância na recepção, seja luminosa ou por meio de moléculas químicas. Esses problemas são difíceis de serem solucionados e apenas estudos com ampla base de comparação são passíveis de proporcionar generalizações aceitáveis.

O exame por meio de microscopia eletrônica revelou que os cílios e flagelos possuem uma estrutura comum: um par central de filamentos, circundados por nove filamentos finos complementares. Essa disposição de 2 + 9 filamentos é surpreendente, observada desde protozoários até os vertebrados e na grande maioria dos espermatozoides dos animais. A combinação notável de



FLAGELOS Essa eletromicrografia mostra secções transversais dos flagelos do protozoário *Triconympha*. A disposição característica de 9 + 2 filamentos é claramente visível em cada um dos flagelos. (Cortesia do Dr. A. V. Grimstone, Universidade de Cambridge.)

9 + 2 é quase que universal, embora não seja essencial, pois sabe-se que algumas espécies possuem 3, um ou nenhum filamento central (Blum e Lubliner, 1973).

Os cílios utilizados no movimento podem funcionar apenas em um meio aquoso e são, portanto, encontrados apenas em superfícies celulares que são recobertas por líquido ou por uma película de muco.

Intuitivamente, espera-se que um organismo que se desloca com o auxílio de um único flagelo, como um espermatozoide, mova-se em direção oposta à onda que é propagada ao longo da cauda. Isso é correto para um filamento uniforme e ondulante, que impulsiona o organismo em direção oposta ao filamento ou “cauda”. Portanto,

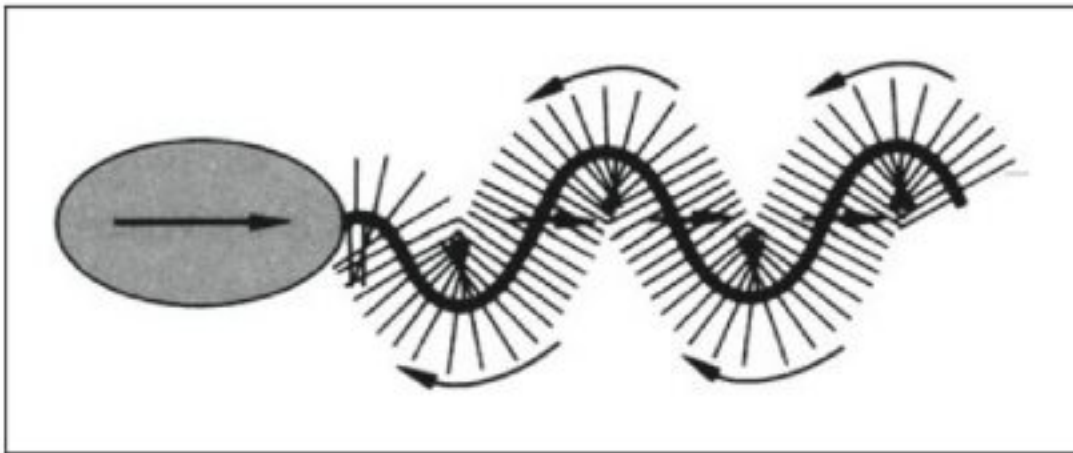


Fig. 10.3 O flagelado *Ochromonas* movimenta-se por meio de um único flagelo, que oscila em direção ao movimento. O movimento ondulatório do flagelo consiste de uma onda que é transmitida da base à extremidade (isto é, na mesma direção do movimento). Essa situação paradoxal é atribuível às protuberâncias fixas que formam um ângulo de 90° em relação ao flagelo, gerando um movimento de água como mostrado pelas setas curvas. Conseqüentemente, o organismo é impulsionado na direção oposta (Jahn e col., 1964).

parece peculiar que alguns flagelados movimentem-se por meio de um longo flagelo batendo na porção anterior, na direção do movimento, e que as ondas partam do corpo em direção à extremidade anterior do flagelo.

Essa situação aparentemente paradoxal, na qual a propagação da onda e a locomoção ocorrem na mesma direção, acontece se o filamento for rígido e recoberto por projeções. Os flagelos das espécies que se movem dessa forma possuem minúsculos apêndices, como finas projeções laterais, responsáveis pela direção inesperada do movimento (Fig. 10.3).

O mecanismo do movimento dos cílios e flagelos há muito tem sido objeto de especulação. Três tipos de mecanismos foram sugeridos: (1) o flagelo é movimentado passivamente, muito parecido com um chicote, por forças exercidas na sua base; (2) os elementos ao longo da curvatura interna da onda em propagação contraem-se, enquanto o lado oposto fica imóvel; e (3) os filamentos finos no interior do cílio deslizam uns sobre os outros, em razão de forças existentes entre eles, de natureza semelhante à dos filamentos deslizantes da contração muscular.

O conceito de que o flagelo é um elemento passivo propulsionado a partir de sua base é incompatível com a configuração das ondas (Machin, 1958). Na cauda do espermatozóide, as ondas flexoras são transmitidas sem que haja redução da amplitude e, em alguns casos, aumentam de amplitude (Rikmenspoel, 1965). É, portanto, necessário admitir que há elementos ativos no

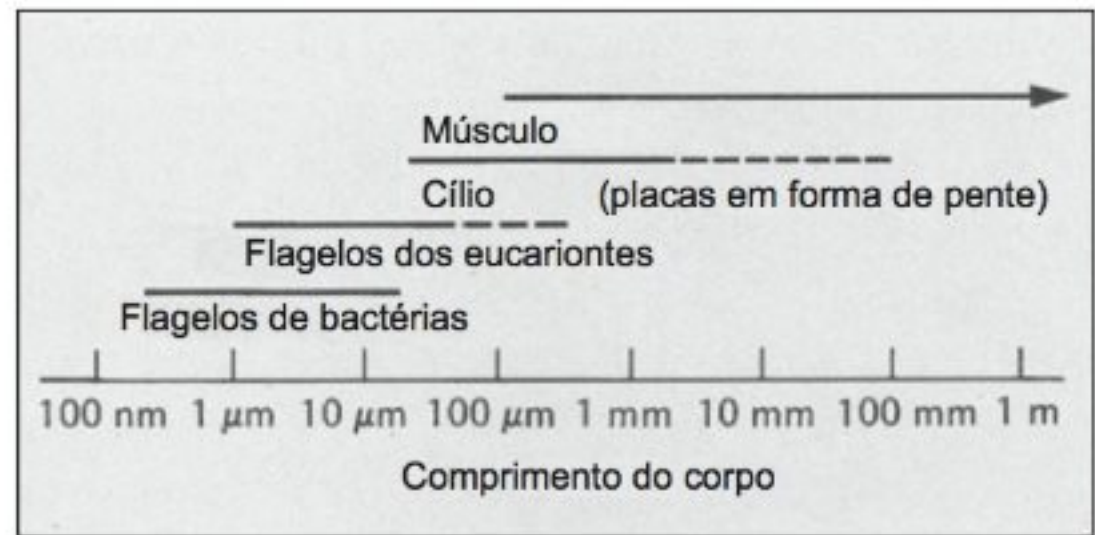


Fig. 10.4 Variação dos comprimentos dos organismos que usam flagelos, cílios ou músculos. Há uma sobreposição considerável; alguns organismos propulsionados por músculos são menores que os maiores organismos que utilizam flagelos e os organismos ciliados sobrepõem-se a ambos os grupos. As placas em forma de pente são grupos de cílios semelhantes a pentes que os ctenóforos usam para nadar (Sleigh, 1977).

interior do flagelo e que a energia é gerada localmente. Atualmente, há uma concordância generalizada de que o movimento ocorre pelo deslizamento longitudinal entre os filamentos.

A eficiência total da conversão da energia metabólica em mecânica nos espermatozoides em movimento foi estimada como sendo no mínimo de 19%, e provavelmente próxima a 25% (Rikmenspoel e col., 1969). Esse valor é surpreendentemente semelhante ao da eficiência dos músculos quando realizam trabalho externo.

Tamanho corpóreo e método de propulsão

Os pequenos organismos usam cílios ou flagelos para a natação e os maiores, músculos (Fig. 10.4).

Há boas razões para essa distribuição dos mecanismos propulsores, sendo que uma delas é uma simples questão de geometria. Um organismo pequeno tem uma área de superfície muito maior em relação ao seu volume e é impulsionado na direção anterior pela movimentação dos cílios contra a camada de água superficial circundante, fazendo uso da viscosidade da água para conseguir o empuxo necessário. Imagine uma baleia com uma superfície ciliada, dependendo da viscosidade de uma camada de água com uma espessura de apenas uma fração de milímetro ao longo de sua superfície para obter o empuxo necessário. Em relação à massa do animal, o impulso que poderia ser obtido seria ínfimo.

Uma outra razão baseia-se nas leis da dinâmica dos fluidos. Para um organismo muito pequeno, que nada a

baixas velocidades, os movimentos são completamente regidos pelas forças viscosas – uma situação análoga ao indivíduo que nada em um xarope. Em comparação, para um animal grande, a natação depende de forças inerciais – o empuxo é obtido pela aceleração de uma massa de água em direção oposta, e para isso, o animal utiliza superfícies adequadamente grandes, como nadadeiras, para proporcionar a potência necessária.

A seguir, será abordada a função muscular, pois o músculo não é usado apenas na locomoção, mas também na execução de uma diversidade de movimentos baseados no fato de que ele exerce uma força quando se contrai.

PRINCÍPIOS GERAIS

Trabalho e energia

Os movimentos dos organismos devem obedecer às leis da física, que proporcionam um arcabouço coerente para a compreensão do movimento biológico. Um conceito importante é que energia pode ser expressa em dimensões de massa, distância e tempo, a partir da definição de energia cinética (E_K):

$$E_K = \frac{1}{2} m u^2$$

onde m é a massa e u é a velocidade. Esta equação fornece as mesmas unidades que a do trabalho, $\text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$. Esta é simplesmente uma maneira formal de afirmar que o trabalho requer energia.

Os movimentos ativos nos sistemas biológicos ocorrem quase que universalmente por meio da conversão de energia química potencial do ATP em trabalho mecânico. O processo envolve os compostos geralmente chamados de *motores moleculares*, porque convertem a energia química em trabalho mecânico. Exemplo de motores moleculares são a *dineína*, que move os cílios e os flagelos, e a *miosina*, que permite a contração muscular.

A eficiência dos movimentos biológicos pode ser expressa como a razão entre o trabalho mecânico produzido e a energia química consumida. Os movimentos conduzidos por motores moleculares não são altamente eficientes. A eficiência geral do músculo é estimada em cerca de 25%. Eficiências similares foram relatadas para o espermatozóide em movimento, que usa flagelos

para converter energia química em trabalho mecânico (Rikmenspoel e col., 1969). Os 75% restantes da energia química são convertidos em calor. É por isto que os músculos ativos produzem muito calor, como já foi discutido no capítulo 5.

Mecânica do movimento

Os animais quase nunca apresentam uma velocidade constante. Uma gazela correndo, salta sobre o solo, com o seu centro de massa movendo-se para cima e para baixo e com o seu *momento* (quantidade de movimento) variando a cada passada. Cada uma das pernas move-se para a frente e para trás em relação ao tronco, e as partes moles do corpo se deformam a cada alteração da quantidade de movimento. As forças exercidas sobre estas partes, portanto, estão sempre mudando. As forças que agem sobre um determinado organismo incluem as externas e as internas. As externas podem ser o peso do organismo (força gravitacional), o arrasto aerodinâmico e a força de reação do chão ou do fluido. As forças internas incluem aquelas geradas pela contração muscular e pela resistência à deformação dos materiais biológicos que compõem o organismo, causada pela viscosidade e elasticidade.

A integração destas forças em uma mecânica complexa do movimento animal exige tecidos geradores e transmissores de força. Os músculos devem transmitir a força gerada pelos seus motores moleculares por toda a estrutura do músculo. O tendão transmite a força aos ossos e estes, por sua vez, a transmitem para os outros tecidos. Por fim, o tecido que está em contato com o substrato deve transmitir a força para este.

Os materiais transmissores de força, na tecnologia humana, são geralmente homogêneos (ou quase), como o aço, o vidro e o plástico.* Nos sistemas biológicos, os materiais transmissores de força são quase sempre

* Alguns materiais usados na tecnologia humana são compostos. O concreto é composto por areia, cascalho e cimento de pedra calcária, às vezes reforçado com barras de aço. A fibra de vidro é composta por fibras de vidro e resina de epóxi. Eles são usados porque são compostos – a fibra de vidro e o concreto reforçado por aço apresentam comportamentos complexos, que são muito úteis em determinadas aplicações. As subunidades de concreto polimerizam espontaneamente e se transformam em uma massa sólida única, sob as condições físico-químicas apropriadas.

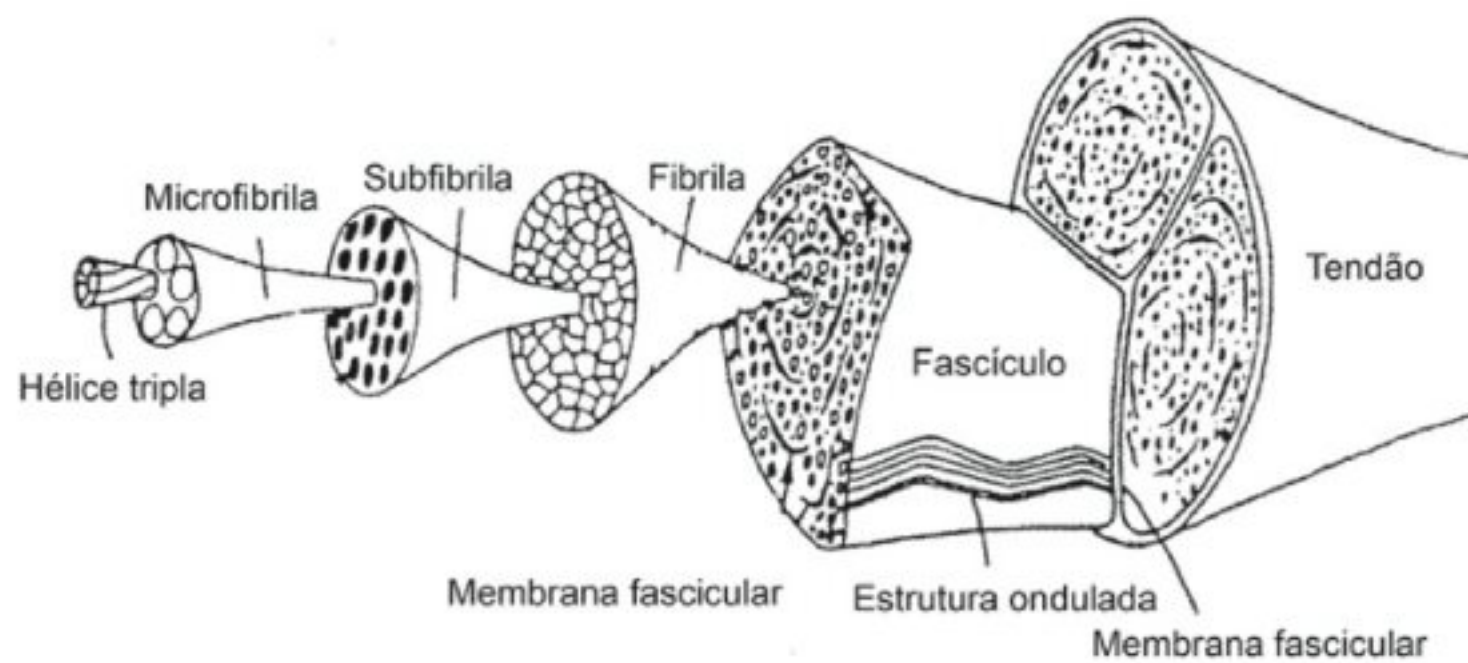


Fig. 10.5 A estrutura de um tendão é uma hierarquia, que começa por polipeptídeos simples de colágeno, que se autopolimerizam em uma hélice tripla. As hélices triplas, então, se polimerizam para formar microfibrilas, estas formam as subfibrilas, as quais formam as fibrilas. As fibrilas então se agregam para formar as fibras e estas são agrupadas em fascículos, onde as fibras são onduladas, ao invés de retas. Os fascículos são envolvidos por uma membrana fascicular e vários fascículos compreendem um tendão. (Adaptado de Baer e col., 1992.)

compostos – eles são uma mistura de componentes heterogêneos. Além disso, estes materiais possuem uma organização hierárquica – são formados por subunidades que se combinam com outras estruturas e formam corpos ainda maiores, e assim por diante.

Um exemplo de um material composto, transmissor de força e hierárquico é o tendão – a estrutura que conecta o músculo ao osso (Fig. 10.5). O tendão é quase que completamente composto por uma proteína extracelular, denominada colágeno. O colágeno do tendão é uma proteína composta de duas subunidades, α_1 e α_2 . Duas subunidades α_1 e uma α_2 polimerizam e formam uma hélice tripla. Várias hélices triplas polimerizam lado a lado e ponta a ponta, formando uma fibrila de colágeno. Várias fibrilas então se unem e formam uma fibra de colágeno; estas fibras são trançadas e formam uma estrutura maior. No tendão, estas estruturas maiores de fibras trançadas incluem os fascículos e várias membranas que envolvem as distintas partes do tendão.

Um tendão é apenas um exemplo de um material hierárquico e colagenoso. As estruturas grandes fabricadas a partir de fibras de colágeno são comuns e em geral altamente complexas, apresentando disposições geométricas de fibras notáveis. Por exemplo, a pele do peixe é reforçada por uma disposição de fibras cruzadas de colágeno, formando uma rede helicoidal que envolve o peixe, e os ventrículos cardíacos dos vertebrados apresentam uma disposição complexa e tridimensional de fibras de colágeno.

Os materiais hierárquicos permitem a fabricação de estruturas maiores a partir de subunidades simples.

Nos tecidos biológicos, estas subunidades em geral polimerizam de maneira espontânea, sob as condições apropriadas. Por exemplo, o colágeno do tendão da cauda de um rato pode ser quase que completamente despolimerizado para as subunidades simples α_1 e α_2 em pH baixo (4 a 5), no frio (4°C), mas quando o colágeno solubilizado retorna ao pH neutro, à temperatura ambiente, estas subunidades polimerizam rapidamente e formam hélices triplas e depois fibrilas (Borel e Randoux, 1985). Acredita-se que a fabricação de estruturas de ordem superior na hierarquia seja coordenada pelas células que secretam o colágeno, mas os mecanismos subjacentes a estes processos não são bem compreendidos.

Os materiais hierárquicos geralmente possuem propriedades mecânicas que transcendem as dos componentes individuais, permitindo que materiais com propriedades complexas sejam fabricados a partir de componentes mais simples. Quando um material homogêneo simples é deformado, a força exigida para este processo é geralmente proporcional à deformação. No entanto, um material hierárquico, como um tendão, exibe um comportamento muito diferente quando alongado (Fig. 10.6). Inicialmente, pouca força é necessária para alongar o tendão, mas à medida em que este alongamento continuar, a força eventualmente aumentará muito mais rápido. Como indica a figura 10.5, as fibras de colágeno nos tendões não são retas, mas sim onduladas. O alongamento inicial do colágeno simplesmente elimina estas ondas. Quando as fibras ficam retas, uma força muito maior é necessária para alongar o tendão, como indicado pela porção mais inclinada da curva. Nos animais, as for-

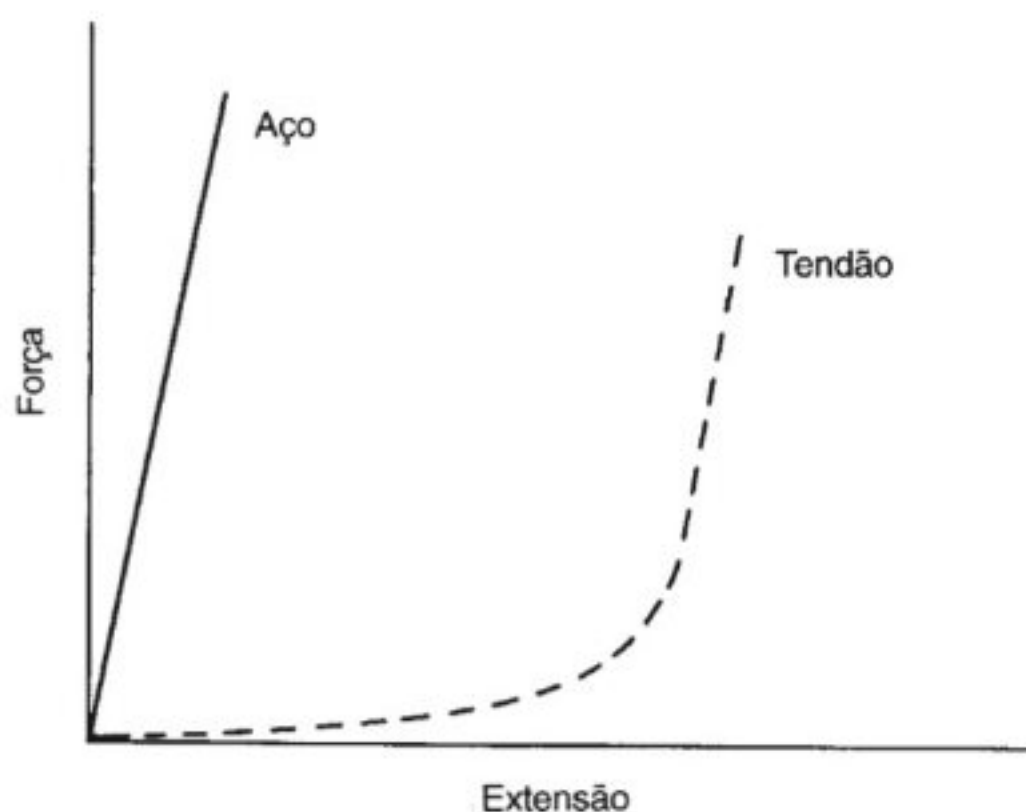


Fig. 10.6 Os materiais biológicos apresentam propriedades mecânicas complexas em decorrência de sua estrutura hierárquica. Quando o aço é submetido a uma tensão, ele se alonga de tal modo que a alteração no comprimento seja proporcional à força aplicada. Quando um tendão é submetido a uma tensão, no início, ele se alonga facilmente. À medida em que ele se alonga mais, a força necessária para este processo aumenta abruptamente. A porção inicial da curva para o tendão reflete a deformação sobre as fibras de colágeno onduladas que se tornam endireitadas. O aumento acentuado na inclinação marca o ponto em que as fibras ficam retas.

ças geradas durante a locomoção normal são suficientes para alongar os tendões, mas este alongamento é quase sempre limitado à porção mais rasa da curva ilustrada na figura 10.6.

O QUE É UM MÚSCULO

Estrutura

O músculo é outro material hierárquico (Fig. 10.7). No entanto, como já foi mencionado, o músculo é um tecido que gera e transmite a força. Ao que se sabe, o mecanismo bioquímico da contração muscular é o mesmo em todos os músculos. Duas proteínas, *actina* e *miosina*, fazem parte do mecanismo e o ATP é a fonte imediata de energia para a contração. A organização detalhada, entretanto, varia muito. A classificação tem sido feita de acordo com os vários tipos de músculos, e se baseia principalmente nos músculos dos vertebrados, pela simples razão de se conhecer e se compreender melhor esses que os músculos de invertebrados.

A classificação mais geral baseia-se na presença de estrias transversais regulares no músculo, que podem ser observadas ao microscópio óptico comum. Os músculos esqueléticos e o músculo cardíaco de vertebrados são *estriados*; os músculos dos órgãos internos – das paredes da bexiga, intestino, vasos sanguíneos, útero, etc. – são *não-estriados* (também chamados de *lisos*). O músculo cardíaco, embora estriado, é com frequência considerado como um tipo separado, porque difere do músculo esquelético de forma característica, sendo que o aspecto funcional mais importante é uma contração inicial que se alastra por todo o órgão.

Os músculos esqueléticos são geralmente denominados *voluntários*, pois os músculos dos membros e tronco estão sob controle da vontade, porém, isso não significa que sempre temos consciência ou podemos decidir sobre os nossos movimentos; pelo contrário, locomoção, respiração e outros movimentos ocorrem sem o conhecimento consciente a respeito dos músculos envolvidos. O músculo voluntário é sempre estriado, mas o termo é muito ruim e, na melhor das hipóteses, é adequado apenas para os seres humanos.

O músculo liso de vertebrados quase sempre é encontrado nas paredes dos órgãos internos ocos, como nas paredes das arteríolas, do estômago e do intestino. Ele não está sob controle consciente e é denominado *involuntário*. As contrações são geralmente muito mais lentas que as do músculo estriado e normalmente o indivíduo desconhece completamente o estado de contração muscular em seus vasos sanguíneos, estômago, intestino, etc.

Músculo estriado. Como já foi mencionado, o músculo é um material hierárquico (Fig. 10.7). Ele é formado por um grande número de *fibras* paralelas, que têm entre 0,1 e 0,01 mm de diâmetro, porém, podem ter o comprimento de vários centímetros. Na realidade, estas fibras são células grandes e multinucleadas, formadas durante o desenvolvimento pela fusão de várias células. Uma fibra, portanto, é delimitada por uma única membrana celular, chamada *sarcolema*. As fibras, por sua vez, são formadas por *fibrilas* mais finas, que possuem estrias transversais características, as chamadas *linhas Z* ou *bandas Z*, que se repetem a intervalos exatamente regulares.

A região entre as duas linhas Z é denominada de *sarcômero*. No músculo de vertebrados, a distância entre as linhas Z, o comprimento do sarcômero, tende

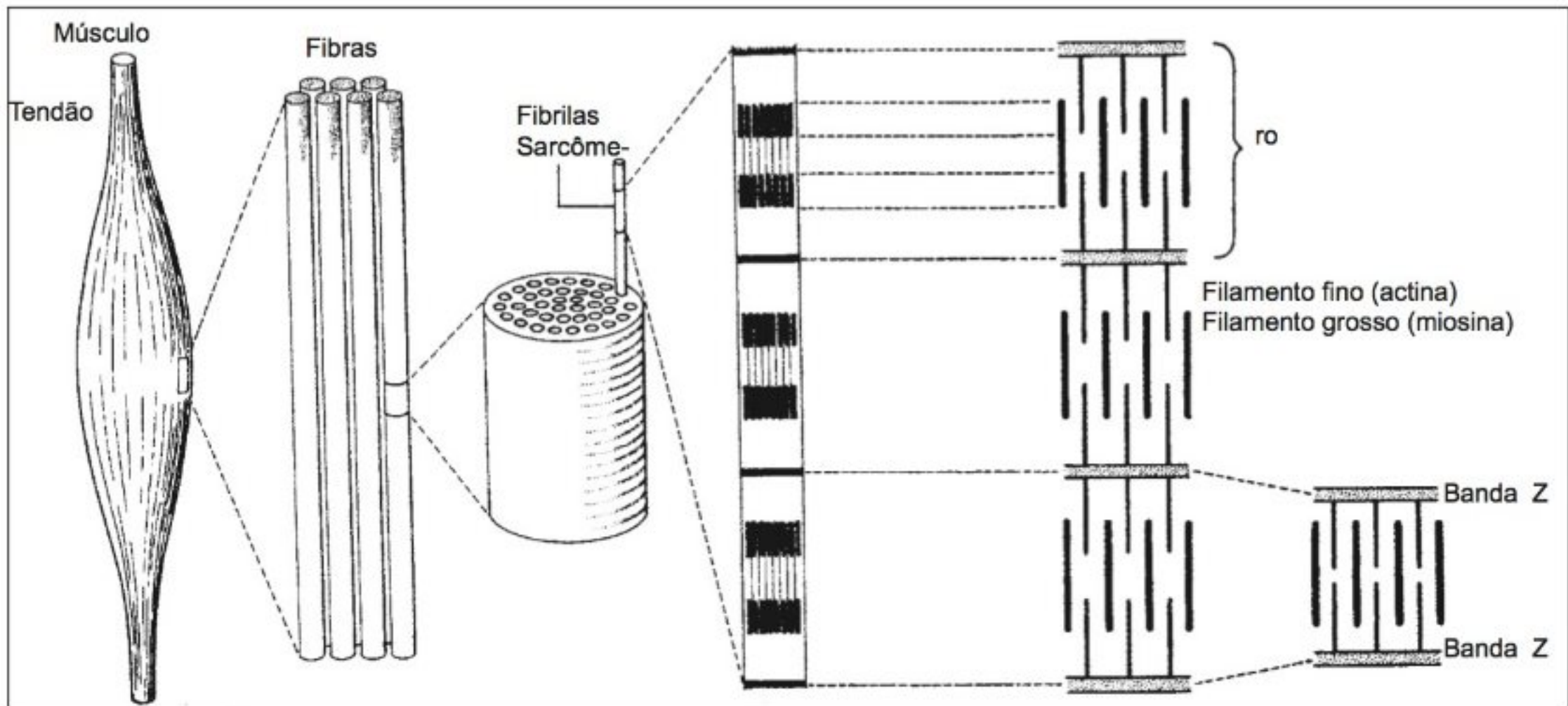


Fig. 10.7 Diagrama esquemático do músculo estriado de um vertebrado. O músculo todo é composto por fibras, que ao microscópio óptico aparecem como estrias transversais. As fibras são constituídas por fibrilas, que possuem bandas mais claras e outras mais escuras. A microscopia eletrônica revela que essas bandas resultam de um padrão repetitivo na disposição regular dos filamentos finos e grossos.

a ser muito uniforme, cerca de $2,5\ \mu\text{m}$ em um músculo relaxado. Muitos músculos de invertebrados exibem um sarcômero de comprimento similar, mas alguns possuem sarcômeros muito mais longos, de 10 a $15\ \mu\text{m}$, ou ainda maiores.

A partir da estreita linha Z, estendem-se *filamentos* muito finos em ambas as direções e, no centro, eles se encontram intercalados com filamentos um pouco mais grossos. O resultado é um número de bandas menos proeminentes, localizadas entre as linhas Z; a aparência dessas bandas é modificada de acordo com o estado de contração do músculo.

Em vertebrados, os filamentos finos possuem cerca de $0,005\ \mu\text{m}$ de diâmetro e os grossos têm aproximadamente o dobro do diâmetro, em torno de $0,01\ \mu\text{m}$. O comprimento dos filamentos grossos é de cerca de $1,5\ \mu\text{m}$. Os filamentos finos diferem um tanto em relação ao comprimento. Geralmente, têm 2 a $2,6\ \mu\text{m}$ de uma extremidade a outra (ou cerca da metade desse comprimento, medido da linha Z à extremidade). A disposição dos filamentos é extremamente regular e bem ordenada.

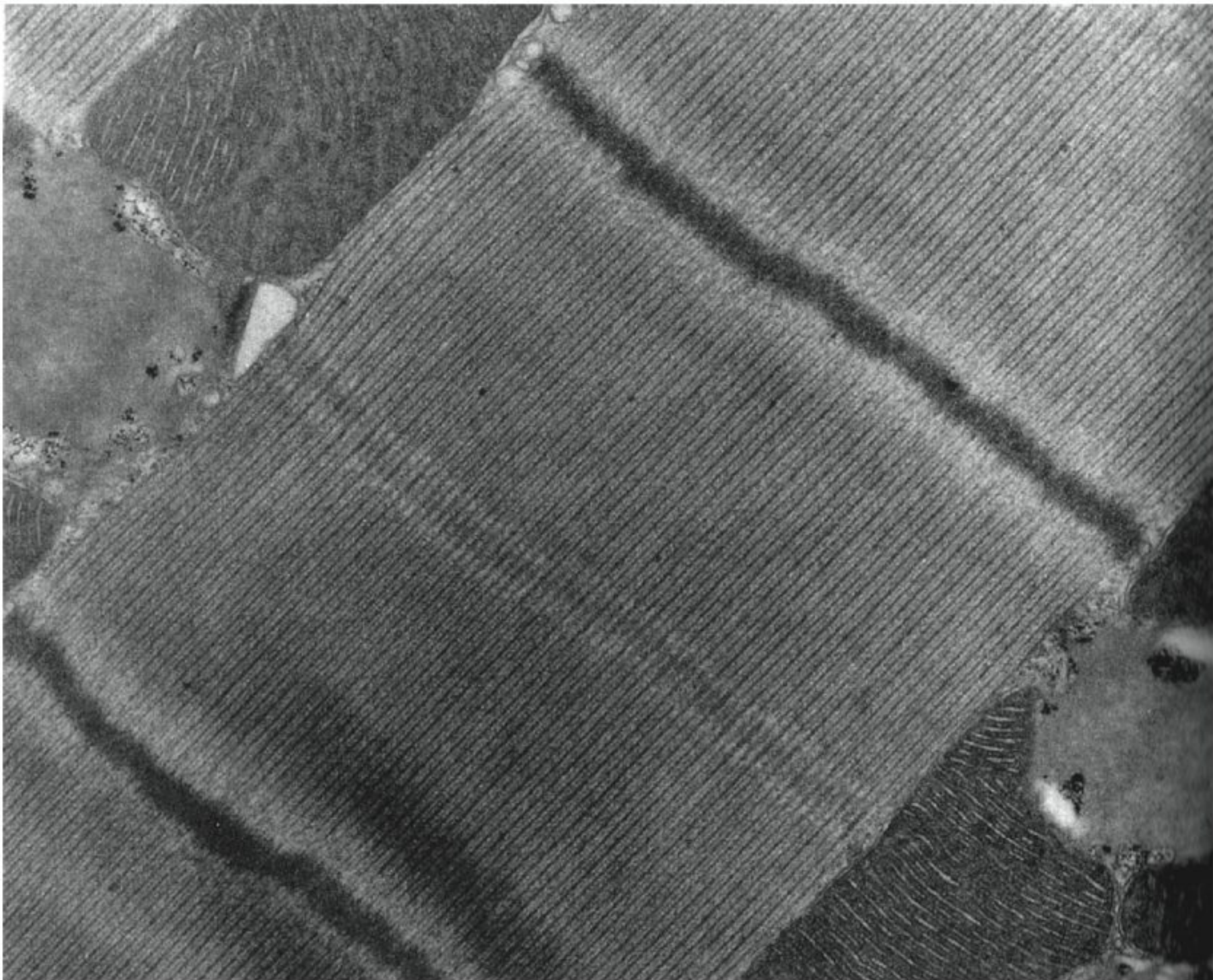
Os filamentos grossos são constituídos de *miosina* e os finos, de *actina*. Esses filamentos são interligados por

um sistema de ligações moleculares cruzadas e quando o músculo contrai e encurta, essas ligações cruzadas são reorganizadas de forma que os filamentos grossos deslizem por entre os finos, reduzindo a distância entre as linhas Z (Huxley, 1969).

Esse modelo da estrutura muscular tem boa base de sustentação a partir de micrografias eletrônicas dos filamentos obtidas durante as várias etapas da contração muscular. Nem os filamentos grossos nem os finos têm seus comprimentos alterados durante a contração, mas pode-se ver claramente que eles se movem uns em relação aos outros.* O mais importante a favor do modelo de filamentos deslizantes é que a força desenvolvida por um músculo está relacionada ao grau de sobreposição dos filamentos (p. 412).

Músculo cardíaco. O músculo cardíaco possui estrias transversais, à semelhança do músculo esquelético, mas suas propriedades funcionais diferem em dois

* Atualmente, é reconhecido que tanto os filamentos finos da actina quanto os grossos da miosina são esticados em cerca de 0,25% durante uma contração muscular normal (Huxley e col., 1994).



FIBRA MUSCULAR. Esta micrografia eletrônica de uma fibrila do músculo do vôo de uma libélula (*Lethocerus cordofanus*) revela a disposição extremamente regular dos filamentos musculares grossos e finos. As duas bandas escuras que atravessam as fibrilas são as linhas Z e a distância entre elas é em torno de 3 µm, o que corresponde ao comprimento de um único sarcômero. Os corpos mais escuros, na parte superior esquerda e inferior direita da fibra, são mitocôndrias. (Cortesia de Barbara M. Luke, Universidade de Oxford.)

aspectos importantes. O primeiro é que, quando se inicia a contração em uma região do músculo cardíaco, ela rapidamente se espalha por toda a massa muscular. Uma outra propriedade importante do músculo cardíaco é que uma contração é imediatamente seguida por um período de relaxamento, durante o qual o músculo não pode ser estimulado para a deflagração de uma nova contração. Conseqüentemente, não ocorre uma contração duradoura, como a contração sustentada de um músculo esquelético. Essas duas propriedades são essenciais para

a contração rítmica normal do coração, que será abordada novamente mais adiante.

Músculo liso. O músculo liso é desprovido de estrias transversais, características do músculo esquelético, mas sua contração depende das mesmas proteínas do músculo estriado, actina e miosina, e do fornecimento de energia proveniente do ATP.

O músculo liso não foi tão exhaustivamente estudado quanto o estriado por várias razões: com freqüência, o

músculo é intercalado por fibras de tecido conjuntivo, suas fibras não formam feixes paralelos nítidos que possam ser facilmente isolados e estudados, e também o músculo é constituído por células muito menores, tendo as suas fibras apenas uma fração de um milímetro de comprimento.

Conexão do músculo com o osso

Fibras únicas quase nunca se estendem ao longo do comprimento total de um músculo, e as fibras musculares não se conectam diretamente umas às outras; portanto, deve haver alguma “cola” que as mantenha juntas e forneça um substrato contra o qual elas possam empurrar. Esta cola é chamada de *matriz extracelular*, um agregado de várias proteínas diferentes que são sintetizadas pelas células, secretadas e polimerizam no exterior da célula.* O colágeno é um dos principais componentes da matriz extracelular. As fibras de colágeno são distribuídas em intervalos por todo o músculo e também são contíguas aos tendões. Na realidade, um músculo, com tendões em cada uma das suas extremidades, pode, de muitas formas, ser considerado um tendão único, cujo centro foi insuflado para permitir que as fibras musculares preencham os interstícios.

Os tendões, por sua vez, se ligam aos ossos. Os ossos possuem um grande componente extracelular – a maior parte do volume dos ossos é extracelular. O osso é outro material hierárquico. Os cristais de fosfato de cálcio são o principal componente do osso, mas há um conteúdo significativo de proteína e, novamente, a principal proteína é o colágeno. As fibras de colágeno dos tendões são contíguas às do osso, fornecendo uma conexão sólida entre os músculos e os ossos.

COMO FUNCIONAM OS MÚSCULOS

Contração

O músculo é um tecido que, quando estimulado, encurta enquanto exerce uma força na direção do encurtamento. Portanto, o encurtamento é combinado com a

produção de força. Para compreender estes processos, será analisado o mecanismo molecular subjacente à contração muscular e depois o comportamento do músculo inteiro durante a contração.

Como ocorre o deslizamento dos filamentos?

Os eventos moleculares durante a contração muscular são mais bem conhecidos que a maior parte dos outros processos no organismo vivo. Existem seis principais “atores” na contração: quatro proteínas (miosina, actina, tropomiosina e troponina), íons cálcio e ATP. A *miosina* e a *actina* são as proteínas geradoras/transmissoras de força. Os *íons cálcio* desencadeiam a interação entre a miosina e a actina. A hidrólise do *ATP* fornece a energia. Para descrever estes eventos, devemos mencionar a composição estrutural dos filamentos grossos e finos.

Os filamentos grossos são constituídos pela proteína *miosina*. Cada molécula dessa proteína assemelha-se a um delgado bastão, a “cauda”, que carrega uma “cabeça” globular. Um filamento grosso contém várias centenas de moléculas de miosina alinhadas, como mostra a figura 10.8. cada um dos filamentos grossos é bipolar – em cada metade do filamento, as moléculas de miosina são orientadas com as suas cabeças apontando para a extremidade do filamento e as suas caudas apontando para o meio. Portanto, o meio do filamento é uma zona de transição onde não há nenhuma cabeça de miosina – apenas as caudas desta proteína se localizam nesta zona do filamento. Em cada uma das extremidades do filamento, as cabeças de miosina se protraem em sentido radial a partir do filamento, como as cerdas de uma escova para garrafas.

Os filamentos finos são mais complexos, formados por três importantes proteínas. O suporte do filamento é constituído pela proteína *actina*, uma proteína globular com peso molecular relativamente pequeno, disposta ao longo do filamento como uma carreira dupla de contas. Cada molécula de actina é ligeiramente assimétrica e em cada filamento toda a actina encontra-se alinhada na mesma direção. Os filamentos finos, portanto, têm polaridade – uma de suas extremidades é chamada de *farpada* e a outra, de *pontuda*. Eles estão orientados no sarcômero com as extremidades pontudas de todos os filamentos estendendo-se para dentro dele e as extremidades farpadas conectadas às linhas Z (Fig. 10.8).

* A matriz extracelular é normalmente chamada de *tecido conjuntivo*, por ser um material que mantém as células juntas. Este termo é, geralmente, usado quando a matriz forma uma fração ampla do volume tecidual.

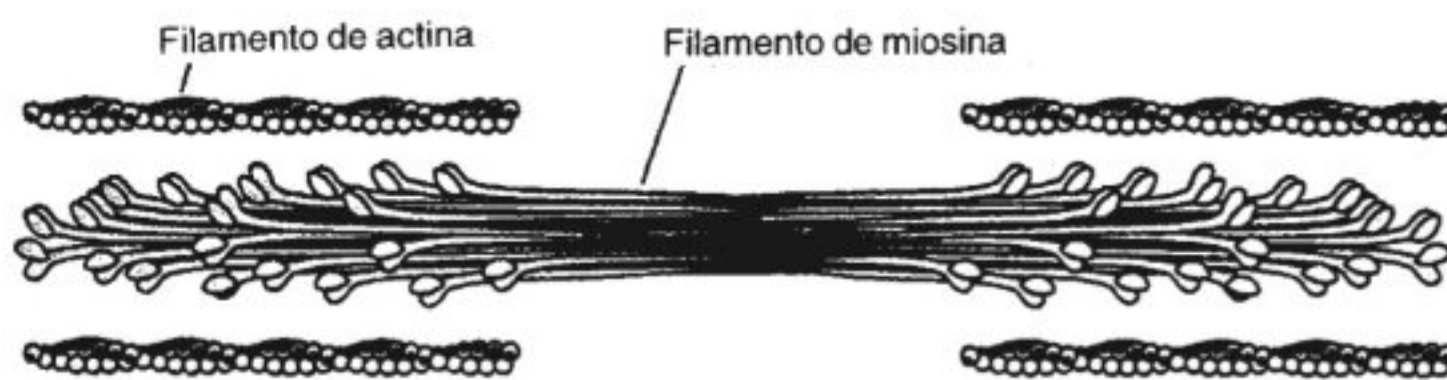


Fig. 10.8 O filamento fino consiste em uma hélice dupla de proteína globular, a actina. No sulco entre as cadeias de actina, estão localizadas duas cadeias finas da proteína tropomiosina e, para cada sete moléculas de actina, uma molécula de troponina. Os filamentos grossos consistem em uma proteína em formato de bastão, a miosina, com “cabeças” maiores, protraídas na direção das cadeias de actina.

A próxima proteína importante no filamento fino é a *tropomiosina*; moléculas longas e delgadas ligadas entre si em suas extremidades, formando uma estrutura muito fina, que se assenta nos sulcos entre a dupla hélice das moléculas de actina. O comprimento de uma molécula de tropomiosina é tal que se estende ao longo de sete moléculas de actina. Um único filamento fino tem cerca de 1 μm de comprimento e contém em torno de 400 moléculas de actina e 60 de tropomiosina.

Uma terceira molécula protéica, a *troponina*, está ligada a cada uma das moléculas de tropomiosina. A troponina, uma molécula que se liga ao cálcio, é a peça fundamental para o processo de contração. Quando a troponina liga-se aos íons cálcio, ocorre uma alteração conformacional que é essencial para a interação entre as cabeças de miosina dos filamentos grossos e a actina dos filamentos finos (Squire, 1975).

Durante a contração, as cabeças de miosina se unem e empurram os filamentos de actina, fazendo com que ambos, fino e grosso, deslizem ao longo um do outro. A miosina é submetida a uma sequência cíclica de união, puxamento e desprendimento, hidrolizando um ATP a cada ciclo. Este ciclo prossegue da seguinte forma: a cabeça da miosina une-se ao filamento fino em um determinado ângulo; ela sofre uma alteração conformacional, que a faz girar sobre o eixo para um novo ângulo, puxando o filamento fino para além do grosso, de forma que o primeiro movimenta-se na direção da porção média do segundo (Huxley, 1973).

As cabeças de miosina agem todas juntas, mas o grau de sincronia de suas ações é desconhecido. As cabeças de miosina em uma das extremidades do filamento grosso se unem aos filamentos finos que se ancoram à linha Z do sarcômero; as cabeças da extremidade oposta se unem aos filamentos finos ancorados à linha Z oposta. Ambos os conjuntos de filamentos finos são empurra-

dos na direção da porção média do filamento grosso, de forma que as duas linhas Z se aproximam; isto é, o sarcômero encurta.

Para que ocorra qualquer encurtamento significativo, cada miosina deve ser submetida a vários ciclos, unindo-se aos filamentos finos em um ponto mais próximo da linha Z a cada ciclo. Este processo é, às vezes, chamado de “produção de catracas” da cabeça de miosina.

A miosina é uma enzima que converte energia química em trabalho mecânico. O trabalho mecânico por etapa é o comprimento multiplicado pela força exercida. A energia química vem da hidrólise do ATP, que altera a conformação da cabeça de miosina com a energia do ATP que está sendo armazenada nesta deformação.

Em um músculo em repouso, a miosina encontra-se neste estado “carregado”, com o ATP já hidrolizado. A miosina une-se com a actina quando um filamento fino, sem que os locais de união da miosina estejam cobertos pela tropomiosina, estiver perto o suficiente do filamento grosso para permitir a união entre a miosina e a actina.

A cabeça da miosina não se desprenderá novamente da actina até se combinar com uma nova molécula de ATP. A cabeça é então “carregada” e preparada para um novo acoplamento, sendo que a energia para o processo de “rotação” é proveniente da quebra do ATP em ADP. A sequência pode ser repetida e para cada desacoplamento há a necessidade de ATP. A condição de rigidez muscular após a morte (*rigor mortis*) se dá pela incapacidade de desacoplamento das pontes cruzadas, pois o suprimento de ATP no músculo fica esgotado.

A função do cálcio. A tropomiosina está localizada nos sulcos dos filamentos finos, bloqueando a interação entre a cabeça da miosina e o filamento da actina. A proteína controladora, troponina, tem uma grande afinidade

pelo íon cálcio. Imediatamente após a estimulação do músculo, a concentração do íon cálcio no interior da fibra muscular aumenta abruptamente. O cálcio se liga à troponina, que por sua vez passa por uma alteração conformacional, permitindo que a tropomiosina seja deslocada da sua posição de bloqueio nas moléculas de actina.

Uma demonstração direta do aumento da concentração do íon cálcio, imediatamente após a estimulação, foi realizada com o auxílio da proteína *equorina*. Esta proteína pode ser isolada de um celenterado luminescente e emite luz na presença de íons cálcio. Quando injetada nas fibras musculares da craca gigante, *Balanus nubilis*, produz uma fraca luminescência no momento em que as fibras sofrem uma estimulação elétrica, indicando um aumento na concentração de íons cálcio dentro das fibras musculares. A medida dessa emissão luminosa é um indicador sensível das alterações muito rápidas e transitórias na concentração do cálcio intracelular (Ridgway e Ashley, 1967).

Como é desencadeada a contração?

Normalmente, a contração muscular é iniciada quando um impulso nervoso atinge a junção neuromuscular (*placa motora*). O impulso é transmitido rapidamente como uma despolarização elétrica sobre a superfície da fibra muscular (*sarcolema*), abolindo momentaneamente o potencial normal de superfície, de aproximadamente -60 mV. Essa despolarização é quase que instantaneamente transmitida ao interior da célula muscular, causando a contração.

Como será visto adiante, a mensagem da placa motora para uma fibra muscular de um vertebrado consiste na difusão de uma substância química mensageira, *acetilcolina*, por uma distância diminuta, entre a placa motora e o sarcolema. Entretanto, a distância da superfície para o interior da fibra muscular é tão grande que, se a comunicação fosse baseada na difusão de uma substância química, o impulso não poderia ser transmitido simultaneamente a todos os filamentos. Um dos problemas clássicos da fisiologia muscular tem sido explicar como a transmissão por toda a fibra muscular pode ser rápida o suficiente para que ocorra a contração simultânea de todos os filamentos.

A resposta pode ser encontrada na ultra-estrutura da fibra muscular. O sarcolema (membrana da célula

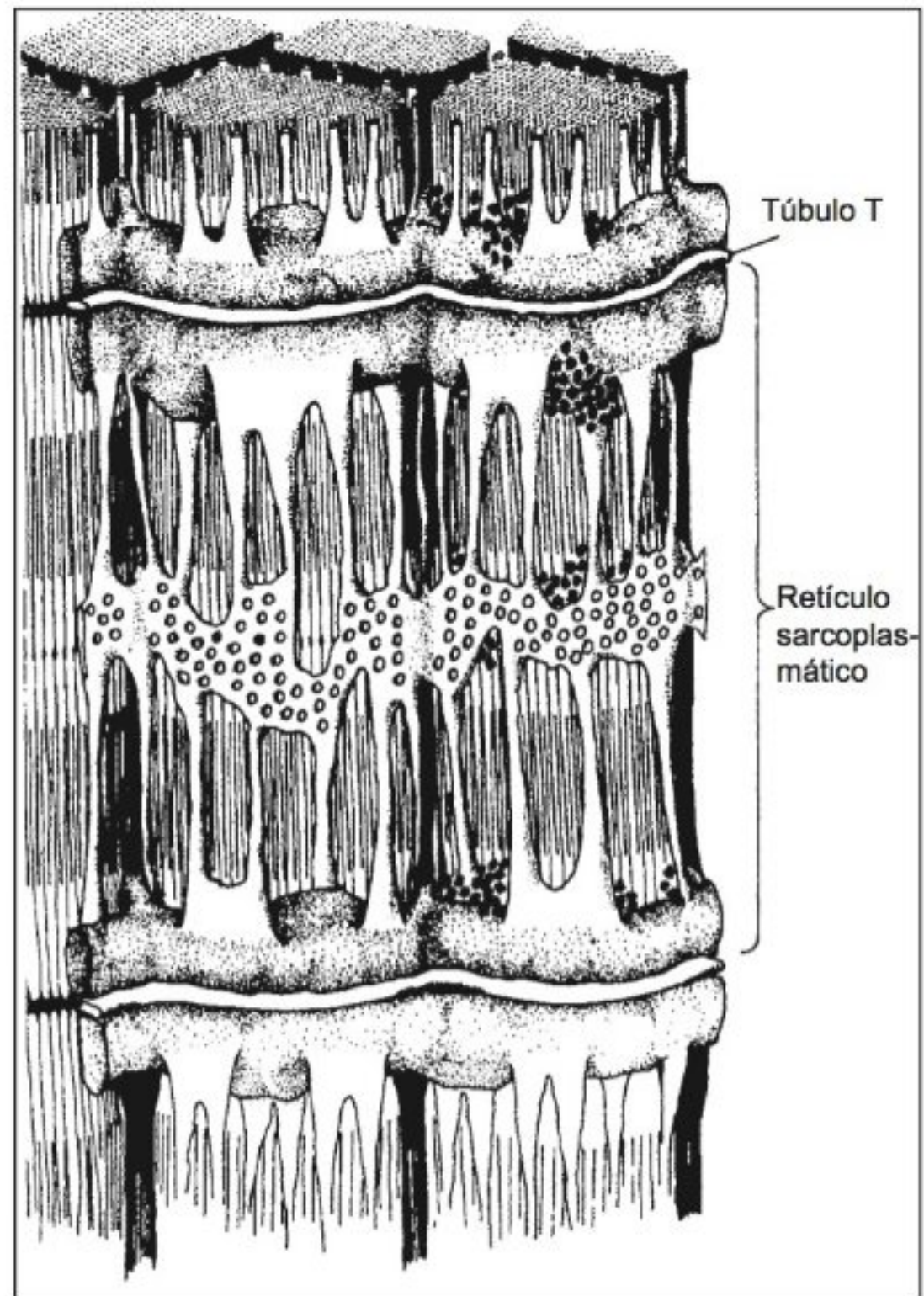


Fig. 10.9 O sistema de túbulos T e o retículo sarcoplasmático que circunda as fibras do músculo estriado. (Peachey, 1965. Cortesia de Lee D. Peachey e de Rockefeller University Press.)

muscular) faz conexão com um sistema complexo de *túbulos transversos*, ou *túbulos T*, que atravessam as células musculares próximos às linhas Z, conhecido como *sistema T* (Fig. 10.9). Quando um impulso atinge a placa motora, ocorre a despolarização do sarcolema. A despolarização continua dentro do sistema T e desencadeia as etapas complementares da contração.

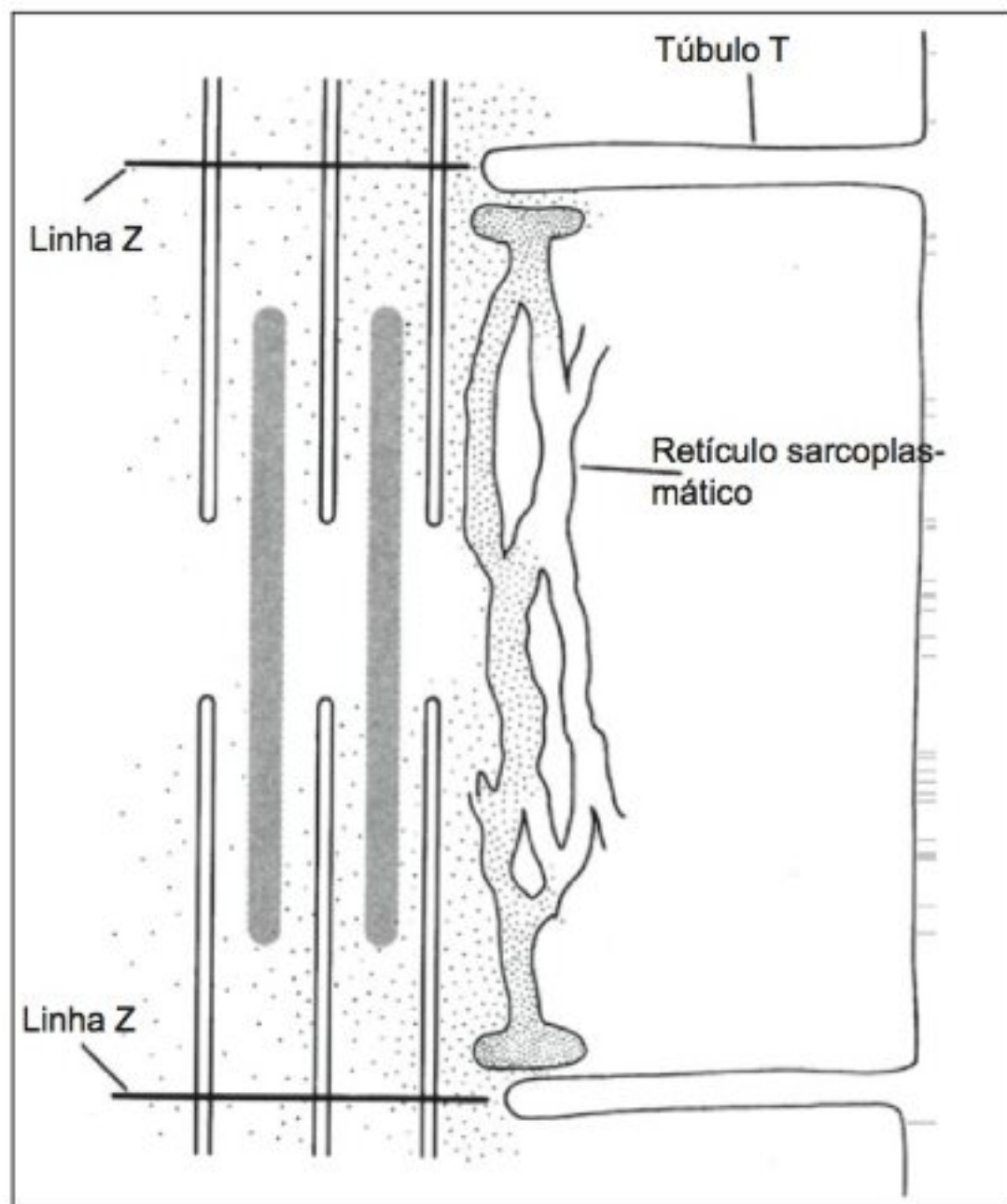


Fig. 10.10 O deslizamento entre os filamentos finos e grossos do músculo é desencadeado pela liberação de íons Ca^{2+} , (indicado por pontos) do retículo sarcoplasmático.

A próxima estrutura importante a ser considerada é um sistema de vesículas achatadas, o *retículo sarcoplasmático*, RS, que circunda a fibra muscular, como uma manga (Fig. 10.9). O RS seqüestra o cálcio, bombeando-o a partir do sarcoplasma para dentro do seu lúmen. A função do RS, portanto, é dupla: ele ajuda a manter uma concentração extremamente baixa de cálcio no sarcoplasma do músculo em repouso (menos de 10^{-7} mol por litro) e é a fonte de cálcio sarcoplasmático durante a estimulação da fibra muscular. A membrana do RS é diretamente justaposta aos túbulos T.

Assim, tem-se a base estrutural para a rápida comunicação de um sinal excitatório por toda a fibra muscular. À medida que um impulso percorre o sarcolema

Tabela 10.1 Seqüência de eventos na estimulação e contração muscular.

Estimulação

- 1 Despolarização do sarcolema.
- 2 Despolarização do sistema T.
- 3 Liberação de Ca^{2+} do retículo sarcoplasmático.
- 4 Difusão de Ca^{2+} para o filamento fino.

Contração

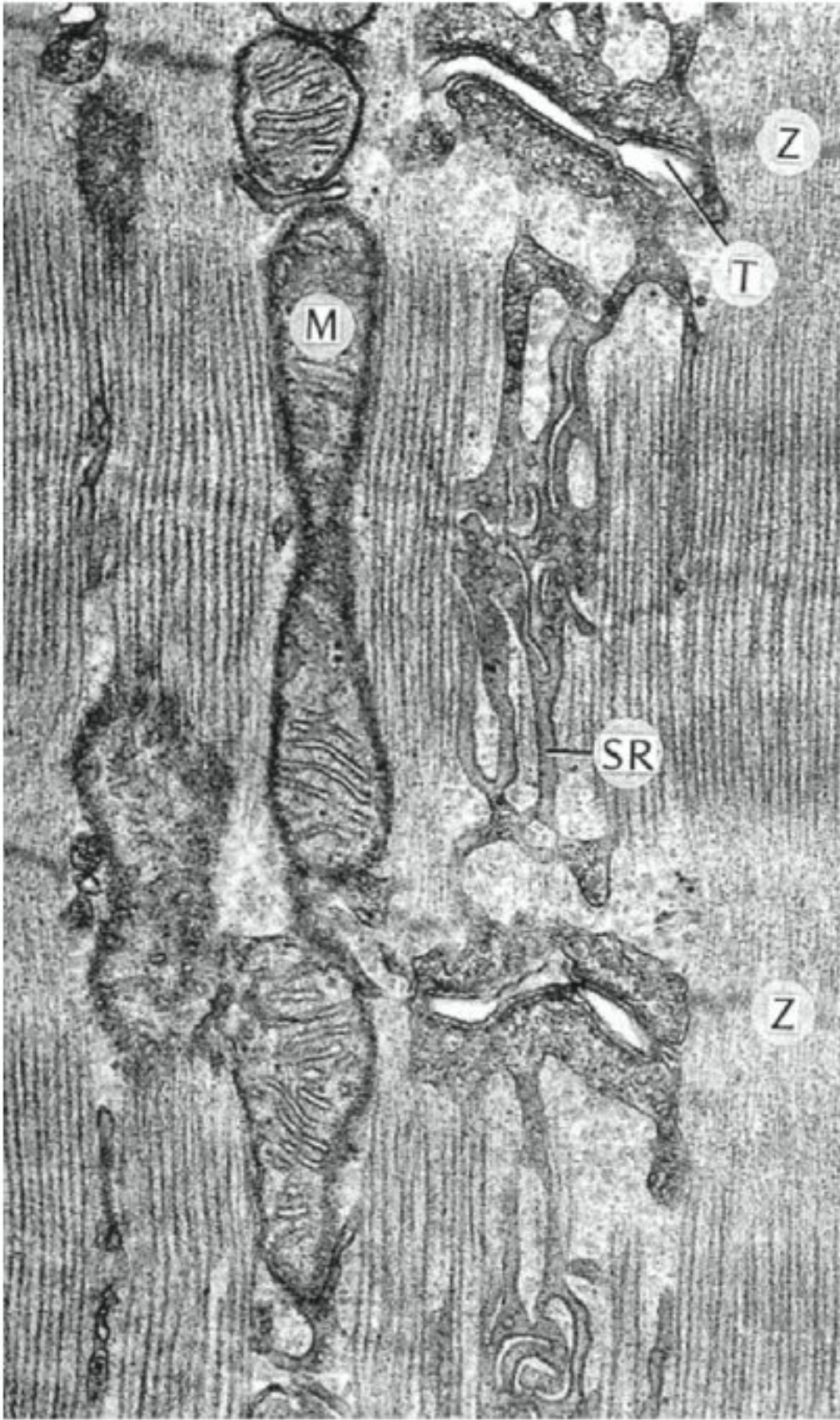
- 5 Ligação do Ca^{2+} à troponina.
- 6 Remoção do bloqueio exercido pela tropomiosina nos sítios de actina, pelo complexo troponina- Ca^{2+} .
- 7 Formação de pontes cruzadas entre as cabeças do filamento grosso (contendo o complexo preexistente de miosina-ATP) e a fita de actina.
- 8 Hidrólise do ATP, com indução de alterações conformacionais nas cabeças, causando a rotação das pontes cruzadas.

Relaxamento

- 9 Seqüestro de Ca^{2+} do filamento fino, pelo retículo sarcoplasmático.
- 10 Difusão do Ca^{2+} do filamento fino para o retículo sarcoplasmático.
- 11 Liberação de Ca^{2+} do complexo troponina- Ca^{2+} .
- 12 A troponina permite que a tropomiosina retorne à sua posição de bloqueio.
- 13 Quebra das pontes cruzadas de miosina-actina.
- 14 Reedição do complexo ATP-miosina nas cabeças do filamento grosso.

e o sistema T, a alteração é transmitida à membrana do retículo sarcoplasmático, causando um aumento na sua permeabilidade ao cálcio.* Devido à diferença de concentração entre o lúmen do RS e o sarcoplasma, o aumento na permeabilidade ao cálcio provoca um fluxo de cálcio a partir do RS para dentro do sarcoplasma (Fig. 10.10).

* O mecanismo pelo qual a despolarização do túbulo T altera a permeabilidade do RS permanece incerto. Sabe-se que no túbulo T existe uma proteína transmembrana, sensível à voltagem, que forma um complexo com as proteínas do RS que são canais de cálcio, mas não se sabe ao certo como a proteína do túbulo T altera o canal de cálcio.



RETÍCULO SARCOPLASMÁTICO. Retículo sarcoplasmático (SR) circundando os filamentos contráteis no músculo semitendinoso da rã verde europeia (*Rana temporaria*). M = mitocôndria, T = túbulo transversal, Z = linhas Z. A distância entre as linhas Z é em torno de 2,4 μm . (Cortesia de Joachim R. Sommer, Duke University.)

O repentino aumento na concentração do cálcio no sarcoplasma desencadeia a alteração na configuração da troponina, permitindo a interação entre a miosina e actina e o movimento resultante dos filamentos. A concentração de cálcio necessária para a ativação da contração não é mais que 10^{-5} mmol por litro, aproximadamente a milésima parte da concentração no plasma sanguíneo. Quando a despolarização das membranas do túbulo T

cessa, o cálcio no RS é imediatamente recapturado pelo RS e mantido até a próxima contração.

Temos agora condições de listar os principais eventos da contração muscular nos vertebrados (Tab. 10.1).

Não são bem conhecidos os eventos detalhados para outros tipos de músculos, porém, podemos admitir que o esquema principal seja o mesmo, que o ATP seja a fonte energética definitiva e que os íons cálcio exerçam um papel fundamental.

Substâncias para o armazenamento de energia

O suprimento de energia imediato para a contração muscular é o *trifosfato de adenosina* (ATP), um composto que é a fonte primária de energia para quase todos os processos que requerem energia no corpo. O ATP é a única substância que as proteínas musculares podem utilizar diretamente. Quando o seu grupo fosfórico terminal é quebrado, a grande energia liberada da ligação fica disponível para a contração muscular.

Apesar da sua grande importância, o ATP está presente no músculo em uma quantidade surpreendentemente pequena. Se um atleta corresse em velocidade máxima e usasse apenas o suprimento de ATP já existente em seus músculos, talvez a quantidade total de ATP seria esgotada dentro de 2 a 4 segundos (ver Tab. 10.2). Logo, para que ele continue correndo por mais alguns segundos, o ATP precisa ser rapidamente repostado.

A fonte imediata para ligações adicionais de alta energia é um outro fosfato orgânico, o *fosfato de creatina* (CP), que está presente em quantidades maiores. Seu grupo fosfórico com alta energia é transferido para o difosfato de adenosina (ADP), formado na defosforilação do ATP, restaurando assim o ADP para o ATP. A reação entre o CP e o ADP é reversível e chega a um equilíbrio que favorece imensamente o ATP; isto é, mesmo um uso mínimo de ATP é rapidamente repostado pelo suprimento disponível de CP.

Se o fosfato de creatina fosse a única fonte de energia dentre os grupos fosfóricos, ela seria esgotada em breve. O suprimento deve ser suficiente para uma corrida de 100 metros, mas não por uma distância muito maior (Tab. 10.2). Para fornecer energia para um esforço muscular prolongado, é necessário obter ligações fosfóricas de alta energia a partir do metabolismo do glicogênio e dos ácidos graxos. O glicogênio é armazenado nos músculos em quantidades entre 1 e 2% do peso úmido do múscu-

Tabela 10.2 Estimativas de quanto tempo a atividade muscular pode ser mantida por um atleta humano, se apenas um dos substratos possíveis fosse a fonte de energia nos níveis metabólicos indicados. As estimativas são aproximadas, com base em velocidades hipotéticas de corridas e taxas metabólicas equivalentes. Deve ser compreendido que os cálculos são hipotéticos, porque em última análise toda a energia para a contração muscular precisa ser fornecida pelo ATP. (Estimativas baseadas em dados compilados por J. H. Jones, Universidade da Califórnia, em Davis.)

Substrato metabólico	Concentração intramuscular (mM)	Potência metabólica assumida (W)	Velocidade de corrida equivalente (m s^{-1})	Duração estimada (s)
ATP	8	6400	27	2–4
CP	20–33	6000	25	10–17
Glicogênio	80–100	1640	6,7	>6000
Gordura	7–25	1100	4,6	
Glicogênio anaeróbico	80–100	2800	12	160

lo. Os depósitos intramusculares de gordura são mais variáveis. Para uma atividade muscular prolongada, suprimentos adicionais de carboidrato e ácidos graxos são mobilizados do fígado e do tecido adiposo. Com estas fontes, a atividade muscular pode ser mantida em níveis moderadamente altos, durante horas a fio.

Na ausência de oxigênio suficiente para a oxidação completa do glicogênio, os músculos podem depender, durante um período limitado, da glicólise anaeróbia, ou seja, a formação de ácido láctico a partir da glicose ou do glicogênio (ver a p. 176). No entanto, isto não pode continuar por muito tempo, porque o acúmulo de ácido láctico logo impedirá a continuação da atividade muscular.

O fosfato de creatina é encontrado nos músculos de todos os vertebrados examinados, mas está notoriamente ausente em alguns invertebrados. Nesses animais, são encontrados outros fosfatos orgânicos. Um desses é o fosfato de arginina, que não é encontrado no músculo de vertebrados.

Esses diversos compostos orgânicos fosfatados fornecem energia por meio da quebra de um grupo fosfórico, e a elevada energia de ligação torna-se disponível para os processos que dela necessitam. O fato do fosfato de creatina ser encontrado em somente alguns grupos de invertebrados, mas estar presente universalmente nos vertebrados, levou à formulação da teoria de que a semelhança bioquímica entre esses grupos de invertebrados e os vertebrados indicaria o filo de invertebrados que teria dado origem aos vertebrados.

O conhecimento atual sugere, no entanto, que a distribuição dos fosfatos de arginina e creatina entre os invertebrados é bastante irregular e não está relacionada à classificação desses animais. Em especial, parece não existir um padrão na ocorrência do fosfato de creatina entre os invertebrados que possa fornecer pistas acerca da filogenia dos vertebrados.

A contração muscular

Na fisiologia muscular, a *contração* indica um estado de atividade mecânica. Pode resultar no encurtamento do músculo, mas se o encurtamento muscular for impedido, fixando-se firmemente suas extremidades, ainda assim a palavra *contração* é usada para descrever o estado ativo. Nesse caso, a contração muscular produz uma força que é exercida nos pontos de fixação, e por não ocorrer modificação no comprimento, esta é denominada *contração isométrica*. Se, por outro lado, adicionarmos a uma das extremidades do músculo um peso que ele consiga erguer, o músculo encurtará durante a contração, mas como a carga permanece a mesma durante toda a contração, ela é denominada *contração isotônica*.

Praticamente, nenhum movimento muscular é puramente isométrico ou isotônico, pois normalmente há modificação do comprimento e da carga durante a contração. Por exemplo, quando um determinado peso é erguido por um braço, o comprimento dos músculos em contração e a carga exercida sobre eles variam continuamente, pois o sistema de alavancas e o ângulo de ataque são modificados durante todo o movimento.

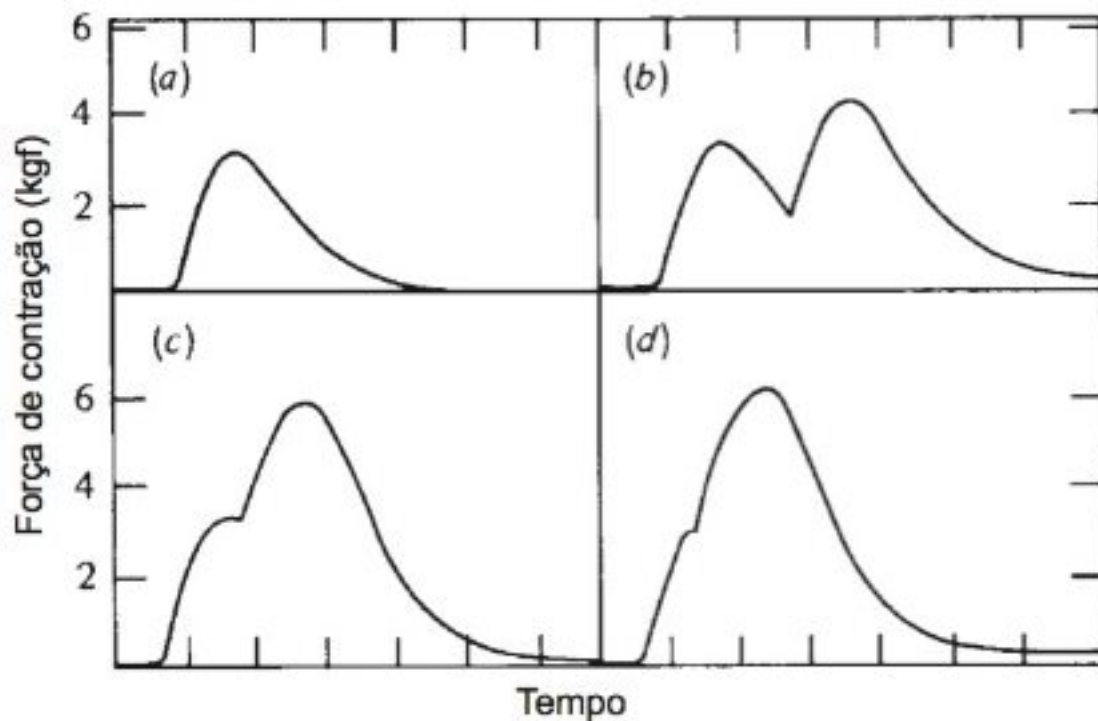


Fig. 10.11 Força desenvolvida na contração isométrica pelo músculo gastrocnêmio da perna do gato: (a) após um único estímulo, (b-d) após estímulos duplos aplicados a intervalos progressivamente menores. O intervalo de tempo é de 20 ms; a temperatura é de 34,5°C (Cooper e Eccles, 1930).

Embora contrações puramente isométricas ou isotônicas não sejam importantes para o funcionamento dos músculos no organismo, convém distinguir esses dois tipos de contração no estudo de músculos isolados e suas funções. A partir das contrações isométricas podem ser obtidas muitas informações acerca das forças exercidas por um músculo, e no estudo das contrações isotônicas, pode-se facilmente calcular a quantidade de trabalho realizado pelo músculo. No laboratório, portanto, geralmente é escolhido um dos dois métodos, de acordo com o objetivo do estudo.

Contração isométrica

A contração de um músculo pode ser estimulada pela aplicação de um impulso elétrico único e curto; se o encurtamento do músculo for impedido (contração isométrica), a força que ele produz fornece o registro ilustrado na figura 10.11a. Imediatamente após a aplicação do estímulo, há um período bastante curto (*período latente*), de uns poucos milissegundos, antes do início da contração. Em seguida, a força exercida pelo músculo atinge rapidamente um máximo e diminui de novo, um pouco mais lentamente. Essa contração isolada, em resposta a um único estímulo, é denominada *espasmo*.

O tempo necessário para que a tensão máxima seja atingida (tempo de contração) varia de um músculo para

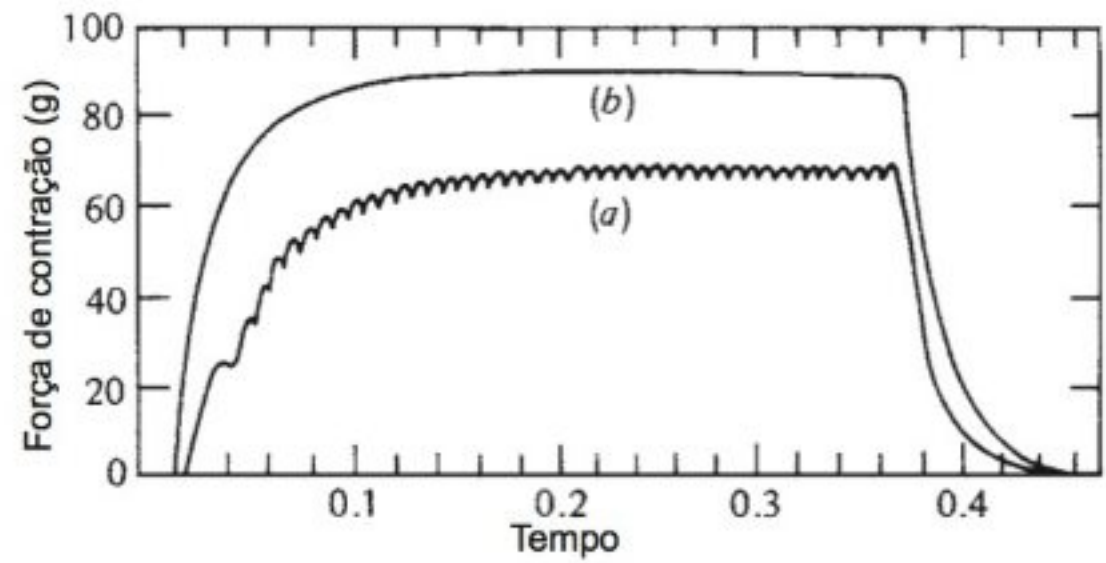


Fig. 10.12 Força desenvolvida na contração isométrica do músculo ocular de um gato, em resposta a estimulações repetidas: (a) a uma taxa de 125 por segundo (intervalo de 8 ms), (b) a uma taxa de 210 por segundo, causando uma fusão quase completa, até atingir um tétano. A temperatura é de 36°C (Cooper e Eccles, 1930).

outro. O tempo de contração para os principais músculos locomotores de um gato é de até 100 ms, sendo que os músculos mais rápidos, como os oculares, podem apresentar um tempo de contração de menos de 10 ms.

Se um segundo estímulo for aplicado antes que a contração esteja terminada, haverá sobreposição da nova contração sobre o primeiro espasmo (Fig. 10.11b). A segunda contração atingirá um pico de força mais elevado que o espasmo isolado e se, subsequentemente, forem aplicados dois estímulos a intervalos cada vez menos espaçados, ocorrerá uma fusão progressiva das contrações (Fig. 10.11c, d).

A estimulação repetida, aplicada a intervalos convenientemente espaçados, fornece uma série de espasmos separados, mas se o espaçamento entre os estímulos tornar-se progressivamente menor, os espasmos fundem-se e, finalmente, produzem uma contração uniforme mantida (Fig. 10.12b), que é denominada *tétano*.

A força máxima desenvolvida no tétano depende do comprimento inicial do músculo. Se um músculo contrair de forma isométrica (isto é, com suas extremidades fixas), a força será reduzida se a distância entre as extremidades for menor que o comprimento do músculo em repouso e, também, se o comprimento for maior que o de repouso. A força máxima é atingida quando o músculo é mantido no seu comprimento de repouso.

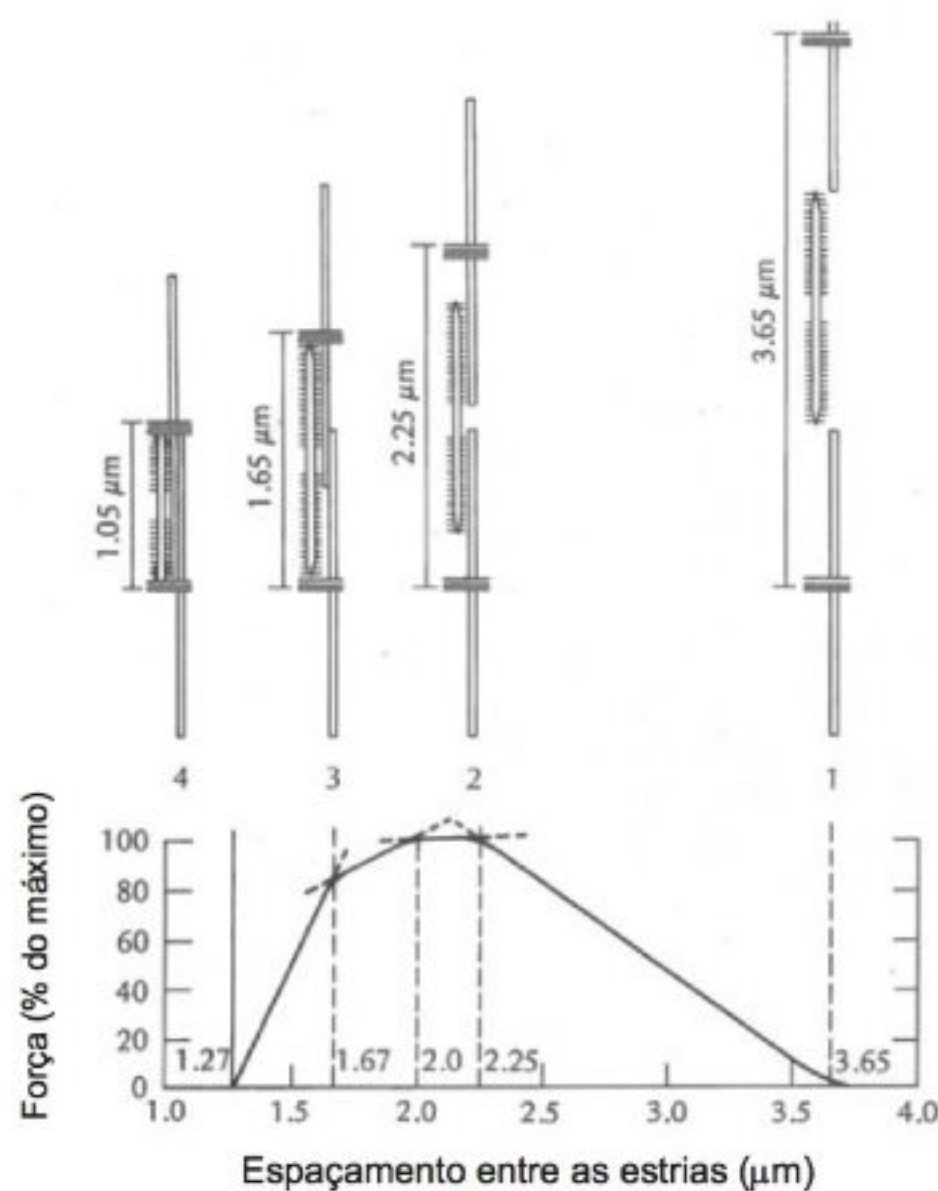


Fig. 10.13 Força desenvolvida por um músculo durante o processo de contração (ordenada) em relação ao seu comprimento inicial (abscissa). A força é expressa em porcentagem da força isométrica máxima que o músculo pode desenvolver. A proporção de sobreposição entre os filamentos grossos e finos é apresentada no alto por diagramas localizados acima da posição correspondente na curva de força (Gordon e col., 1966).

Esta relação entre o comprimento do músculo e a tensão está associada à posição dos filamentos grossos e finos em relação uns aos outros (Fig. 10.13). Se o músculo for inicialmente esticado de modo que não haja sobreposição entre os filamentos grossos e finos (posição 1), então as cabeças de miosina não serão capazes de se unir à actina dos filamentos finos e não ocorrerá geração de força. Note também que é nesta situação que as cabeças de miosina não hidrolisam o ATP, porque não conseguem se unir à actina para completar o ciclo.

Se o músculo estiver mais curto quando estimulado, haverá uma sobreposição entre os filamentos, e a força aumentará à medida que aumentar a sobreposição. A força máxima que o músculo pode gerar na contração isométrica é desenvolvida quando a sobreposição dos filamentos finos e grossos permite que todas as cabeças

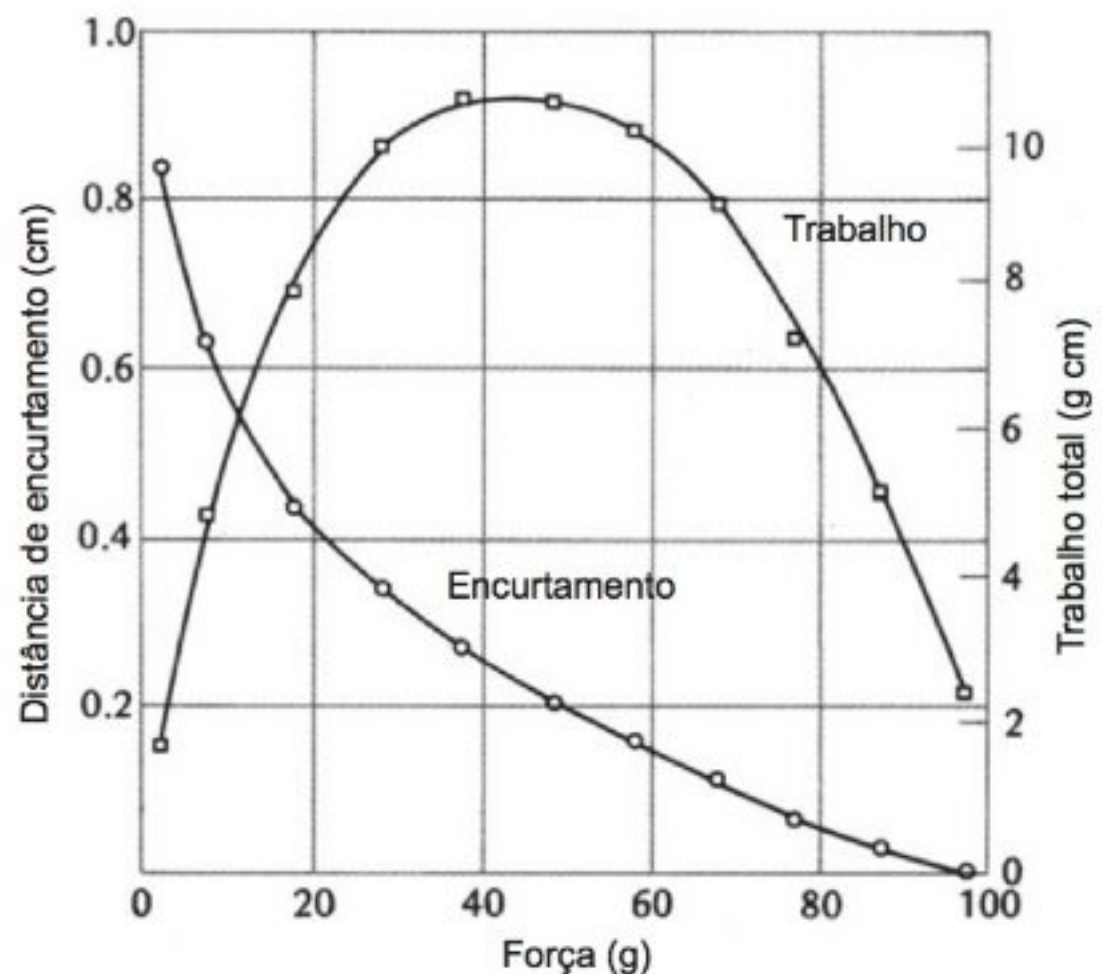


Fig. 10.14 Contração isotônica do músculo sartório do sapo *Bufo marinus*. O encurtamento do músculo se reduz a zero quando a carga é aumentada para 97 g. O trabalho realizado na contração eleva-se até um nível mais alto, com uma carga de cerca de 40% do máximo, e diminui novamente quando a carga é aumentada. (Cortesia de Frans Jöbsis, Duke University.)

de miosina se unam à actina (posição 2). Se o comprimento do músculo diminuir sucessivamente antes do início da contração, a força diminuirá de novo, desta vez por causa da interferência dos filamentos de actina de polaridade incorreta com as cabeças de miosina – o filamento fino da linha Z oposta se estende para além da porção média do filamento grosso e começa a se sobrepor às cabeças de miosina, que não podem se unir a estes filamentos finos de polaridade incorreta. Além disso, elas também interferem na união com os filamentos finos de polaridade correta. A força gerada rapidamente diminui e chega a zero, tão logo as extremidades dos filamentos grossos toquem as linhas Z (posições 3 e 4).

Contração isotônica

Se o músculo estiver livre para contrair quando estimulado, o seu comprimento pode diminuir em, digamos, um terço. No entanto, se uma carga for adicionada ao músculo, o encurtamento será menor. À medida que a carga aumenta, o músculo a ergue em uma distância progressivamente mais curta, até que ela se torne tão pesada que ele já não seja mais capaz de erguê-la. Desta

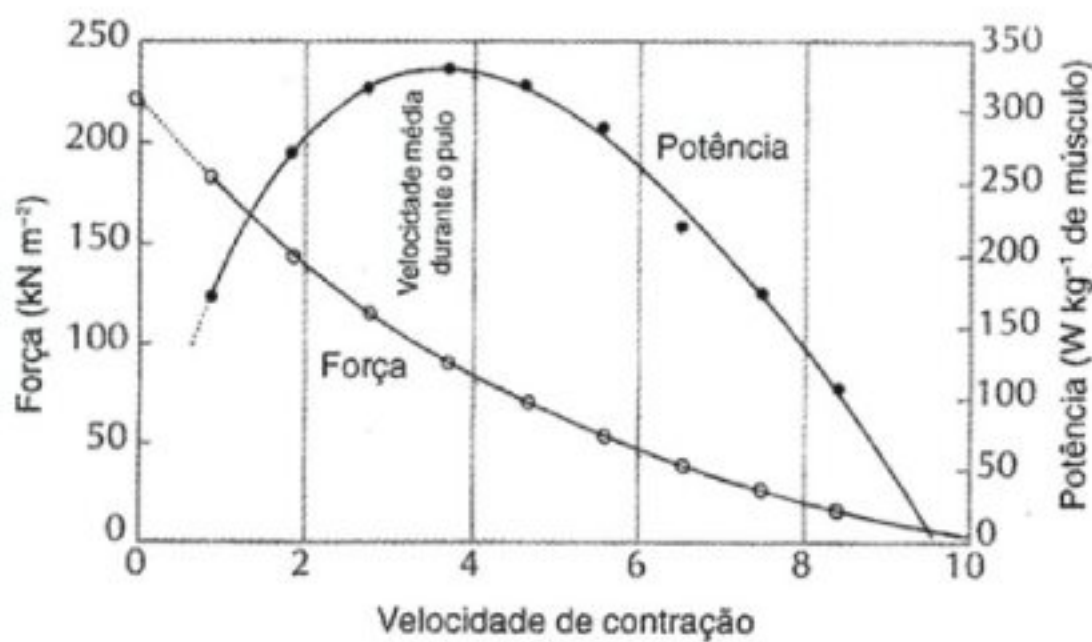


Fig. 10.15 Contração do músculo semimembranoso da perna da rã leopardo, *Rana pipiens*. A força gerada é influenciada pela velocidade de contração, dada como comprimento do músculo por segundo. Inicialmente, o músculo encontra-se em comprimento de repouso. A força máxima é produzida quando o músculo é impedido de encurtar, isto é, a velocidade de contração é igual a zero. A força multiplicada pela velocidade resulta na potência, que será discutida na p. 414. Note que a potência máxima ocorre na velocidade que o músculo atinge quando a rã salta. (Lutz e Rome, 1994. Reimpresso com permissão de *Science* 263:370-372. Copyright 1994 American Association for the Advancement of Science.)

maneira, obtemos uma curva do encurtamento versus a força, ilustrada na figura 10.14. Neste caso em particular, uma carga de um pouco menos de 100 g impediu totalmente o encurtamento.

A velocidade de encurtamento também varia com a carga aplicada sobre o músculo. O músculo contrai mais rápido quando não há nenhuma carga externa. À medida que a carga aumenta, a velocidade de encurtamento diminui e chega a zero no momento em que a carga impede o encurtamento. Tal experimento produz uma curva da velocidade versus a força (Fig. 10.15).

Força, trabalho e potência

Se comparássemos um músculo com um motor elétrico, poderíamos levantar algumas questões óbvias. Quanta força ele é capaz de gerar? Quanto trabalho pode executar? Qual a sua potência efetiva?

Força. Quando se observa uma formiga carregando na mandíbula uma semente que pesa mais que o próprio animal, tem-se a impressão de que os músculos dos insetos devam ser extraordinariamente resistentes. Uma comparação objetiva da força muscular revela que não é assim. A fim de comparar músculos distintos, deve-

se, naturalmente, levar em consideração seus diferentes tamanhos.

A força que um músculo de um determinado tipo pode exercer está diretamente relacionada à área da secção transversal deste, mas não ao seu comprimento. Considere o comprimento. Imagine a suspensão de um músculo que seja capaz de erguer com dificuldade uma carga de 100 g de uma mesa, sob estimulação máxima. A seguir, dois desses músculos são unidos nas extremidades e a eles é imposta uma carga de 100 g. Cada um dos músculos unidos será capaz de contrair sob a ação dessa carga, porém, se ela for aumentada, nenhum dos dois será capaz de contrair. Assim, as diferenças de comprimento não aumentam a força que pode ser exercida pelos músculos. A área da secção transversal do músculo, por outro lado, é uma outra questão.

Considere os músculos dos vertebrados, nos quais o comprimento do sarcômero é constante, cerca de $2,5 \mu\text{m}$, e os filamentos finos e grossos são de dimensões normais. Uma dada secção transversal desses músculos contém um certo número de filamentos, ao longo dos quais há um determinado número máximo de pontes cruzadas entre a actina e miosina. Cada ponte cruzada está baseada no mesmo mecanismo molecular e, portanto, a força que pode exercer é constante. Como resultado do número constante de pontes cruzadas, a força máxima por área de secção transversal do músculo é constante. Nos músculos dos vertebrados, essa força máxima é em torno de 4 a 5 kg força por centímetro quadrado (kgf cm^{-2}) da área de secção transversal. Muitos músculos são mais fracos, mas o limite máximo parece ser, a grosso modo, o mesmo para todos os músculos de vertebrados e de muitos invertebrados.

Poderia esta força muscular máxima ser de alguma forma aumentada? Toda contração muscular que se conhece está baseada no deslizamento de filamentos de actina e miosina e se pudéssemos incluir mais filamentos em uma dada área de secção transversal, a força seria aumentada. Isso é bastante improvável, pois o diâmetro dos filamentos é determinado pelo tamanho das moléculas das proteínas constituintes e o tamanho deles é provavelmente determinado segundo as necessidades do mecanismo molecular.

Uma segunda maneira de aumentar a força, seria aumentar o número de pontes cruzadas dos filamentos sobrepostos, o que pode ser conseguido aumentando-se o comprimento dos filamentos. Na realidade, isso é obser-

vado em alguns músculos de invertebrados. Por exemplo, o músculo retrator anterior do bisso do mexilhão *Mytilus* tem um filamento de 25 μm de comprimento e uma força máxima de 10 a 14 kgf cm^{-2} . Nesse caso, os filamentos grossos são mais espessos, de modo que a força gerada por área de secção transversal do filamento continua satisfatória (Lowy e col., 1964). Esses filamentos mais grossos têm uma composição diferente e contêm uma proteína, *paramiosina*, que não foi encontrada no músculo de vertebrados, porém, é detectada em músculos de vários outros invertebrados, tanto artrópodos como moluscos (Levine e col., 1976).

Considere dois animais de tamanhos corpóreos extremamente distintos. Um elefante é naturalmente muito mais forte que um camundongo, mas e seus músculos? Os músculos de ambos apresentam sarcômeros do mesmo comprimento e são formados pelos mesmos tipos de filamentos. Um microscopista teria dificuldade em identificar qual músculo pertence a que animal, pois são muito similares. Pelas razões mecânicas discutidas anteriormente, os músculos de ambos exercem a mesma força por unidade de área de secção transversal e o comprimento é irrelevante em relação à força máxima.

E os músculos da formiga? Quando a formiga, com aparente facilidade, carrega objetos mais pesados que o seu próprio peso corpóreo, seus músculos parecem ter uma maior força que os dos mamíferos. Entretanto, medidas realizadas nos músculos de insetos revelam que tal não ocorre. Eles exercem a mesma força por área de secção transversal que os músculos de vertebrados.

Então, o que faz com que a formiga pareça extraordinariamente forte? A resposta está associada ao tamanho. Com um tamanho menor, o volume, ou massa, de um animal diminui proporcionalmente à terceira potência da medida de seu comprimento. A área da secção transversal dos seus músculos (que determina a força muscular) diminui apenas com o quadrado da medida do comprimento. Desse modo, a força exercida pelos músculos (de animais de formas similares), relativa à massa corpórea, *aumenta* proporcionalmente ao *decréscimo* na medida do comprimento.

Trabalho. Quando se observa o trabalho externo exercido por um músculo, a situação parece ser bastante diferente. Quando um músculo ergue um peso, o trabalho externo realizado é o produto da carga pela distância percorrida.

Quando o músculo está livre para contrair, caso seja estimulado, não ocorre nenhum trabalho externo, porque ele contrai ou encurta sem exercer nenhuma força. Se uma carga for adicionada a um músculo, ele realizará trabalho externo, que equivalerá ao produto da força pela distância do encurtamento. Se a carga for gradualmente aumentada, o músculo será capaz de erguê-la a distâncias progressivamente menores, até que a carga se torne tão pesada que o músculo não será mais capaz de erguê-la e o trabalho externo será novamente nulo. Tal situação é representada pela curva da figura 10.14. Entre os dois extremos de trabalho externo nulo, obtém-se uma curva que descreve o trabalho realizado. À medida que a carga é aumentada a partir do zero, o trabalho externo aumenta inicialmente muito rápido e atinge um ponto máximo a uma carga em torno de 40% do máximo que o músculo consegue erguer. Quando a carga é aumentada ainda mais, o trabalho externo diminui novamente e eventualmente torna-se nulo.

O trabalho que pode ser exercido por um músculo é naturalmente relacionado ao seu tamanho. Considere dois músculos que possuam as mesmas dimensões e consigam desenvolver a mesma força máxima por unidade de área de secção transversal. Se encurtam na mesma medida, o trabalho por eles realizado deve ser o mesmo. Considere agora dois músculos que tenham o mesmo diâmetro mas comprimentos diferentes, um com o dobro do comprimento do outro, sendo que a contração de ambos é a mesma fração de seu comprimento no repouso, digamos, um terço. O trabalho máximo que cada um pode realizar está diretamente relacionado ao comprimento inicial (i.e., um o dobro do outro), e como a força de contração é igual (mesma área de secção transversal), o músculo maior realiza o dobro do trabalho.

Esse raciocínio pode ser ampliado, considerando-se que como o trabalho é o produto da força pela distância e o volume do músculo é proporcional ao produto da secção transversal pelo comprimento, o trabalho que um músculo realiza deve ser diretamente relacionado ao seu volume. É claro, essa é uma generalização que apresenta exceções, mas como regra geral é útil.

Potência. Em relação à potência efetiva, a situação é diferente de novo. A potência é o trabalho por unidade de tempo e pode ser calculada como força multiplicada pela velocidade. Dentro de um único músculo, a potência

efetiva varia com a carga aplicada sobre o músculo, não apenas porque a carga determina a força de contração, mas também porque determina a velocidade de encurtamento (Fig. 10.15). A potência efetiva máxima para um músculo geralmente ocorre quando este está trabalhando contra uma carga que tenha cerca de 4/10 do trabalho que impeça qualquer encurtamento.

Quando comparamos músculos diferentes, um músculo rápido produzirá maior potência do que um lento que produza a mesma força, porque o rápido apresenta maior velocidade de encurtamento. Conseqüentemente, se forem comparados os músculos de elefantes e camundongos, espera-se (1) que os músculos tenham aproximadamente a mesma força contrátil por centímetro quadrado de área de secção transversal, (2) que possam encurtar até aproximadamente a mesma fração de seus comprimentos em repouso, (3) que o trabalho realizado durante a contração de 1 g de músculo seja similar nos dois animais e (4) que a potência efetiva de 1 g de músculo de camundongo seja muito maior.

A potência efetiva maior ocorre porque a contração de um músculo do camundongo se dá muito mais rapidamente (isto é, em um tempo muito mais curto) e sua potência efetiva é correspondentemente maior. Isso é precisamente aquilo que é refletido nas taxas metabólicas dos animais (ver Cap. 5), que são geralmente expressas em unidades de potência (trabalho ou energia por unidade de tempo) e são muito mais elevadas no animal pequeno.

A contração no animal

À medida que o animal se movimenta, raramente as contrações musculares são isométricas ou isotônicas. Durante o movimento, ocorrem alterações no comprimento do músculo e na força externa aplicada sobre ele, enquanto a contração é processada. Apesar de a nossa discussão ter considerado, até agora, a geração de força apenas durante o encurtamento do músculo, ou pelo menos enquanto o seu comprimento é mantido constante, muitos músculos do corpo são forçados a se alongar enquanto exercem força. Isto ocorre porque as forças externas aplicadas sobre o músculo excedem aquelas que estão sendo geradas por ele. Por exemplo, isto acontece se você mover lentamente um tijolo de cima de uma mesa para o chão. O seu bíceps gera força suficiente para impedir que a gravidade acelere o tijolo e ele caia no chão, mas ela é insuficiente para manter o tijolo em uma altura

constante. Portanto, o bíceps se alonga enquanto exerce força suficiente para colocar o tijolo suavemente no chão. Eventos semelhantes ocorrem a cada passo que você dá – alguns músculos são responsáveis pela desaceleração das pernas, no final do passo, de maneira que eles se alongam enquanto exercem a força que diminui a velocidade da perna, à medida que ela se aproxima do chão.

A complexidade da contração muscular durante a locomoção dificulta a tradução dos resultados da contração isométrica ou isotônica em uma compreensão da atividade muscular durante o movimento animal. É possível estudar o trabalho executado por um músculo, em uma situação quase *in vivo*, posicionando um músculo separado do corpo em um aparelho que controle o seu comprimento à medida que contrai. Se as alterações nos padrões de estimulação nervosa e no comprimento do músculo forem conhecidas, a partir de medidas do animal em movimento, elas poderão ser reproduzidas experimentalmente. Portanto, alterações no comprimento são impostas aos músculos que reproduzam estreitamente as mudanças que ocorrem no animal em movimento; então, o músculo é medido durante a simulação da alteração e da estimulação do movimento, produzindo uma curva da força e do comprimento do músculo. A área sob a curva é o trabalho executado pelo músculo.

A figura 10.16 apresenta os resultados de um experimento que utilizou o músculo do vôo de um inseto. Este músculo é submetido a uma contração cíclica, com uma contração a cada batimento de asa. Ele é estimulado para contrair-se durante o encurtamento, de forma a executar trabalho nesta fase. Durante o estágio do alongamento, trabalho muscular é realizado para que ele se alongue de volta ao seu comprimento original. Quando as duas fases são combinadas, resulta uma curva, chamada de *curva do trabalho* (Josephson, 1985). A área contida dentro da curva é o trabalho líquido executado pelo músculo durante um ciclo de contração e a média da potência efetiva de um ciclo é o trabalho multiplicado pelo ciclo, dividido pela duração do ciclo.

Músculo, como ele é usado

A forma como o músculo é usado pelos vários animais difere muito (depende essencialmente da função do músculo específico). As exigências dos músculos do vôo de um inseto, que contrai várias milhares de vezes por segundo, e do músculo que fecha as conchas de um ma-

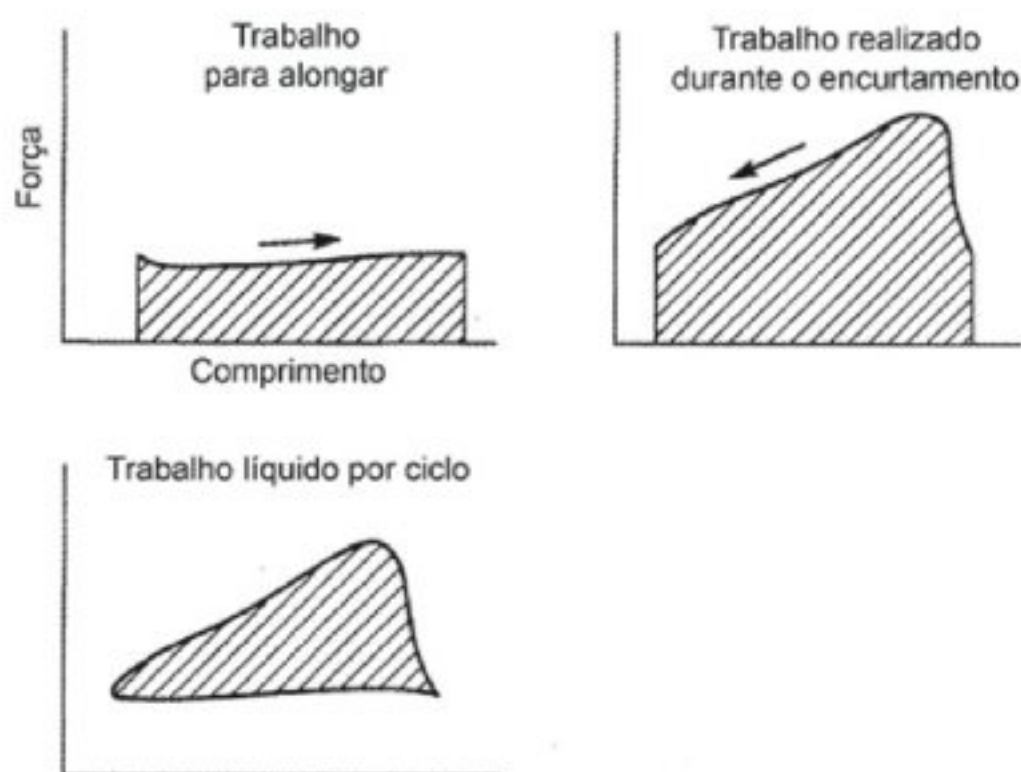


Fig. 10.16 O músculo do vôo de um inseto é submetido a uma contração a cada batimento de asa. Nas curvas acima, a força da contração é medida para um músculo enquanto ele é submetido a taxas normais de alongamento e encurtamento, durante um ciclo de contração. A seta aponta na direção do movimento; o alongamento para a direita e o encurtamento, para a esquerda. A curva da esquerda, relativa ao trabalho realizado junto ao músculo para que ele alongue, é representado pela área sob a curva. Na curva do meio, o trabalho realizado pelo músculo, enquanto ele encurta, é representado pela área sob esta curva. O trabalho líquido realizado a cada ciclo de contração é a diferença entre as duas áreas – a área dentro da curva do trabalho (Josephson, 1985).

risco, permanecendo contraído talvez por várias horas, são realmente diferentes. O melhor modo de descrever como os músculos podem servir a propósitos distintos é examinar alguns tipos característicos e verificar como são modificados para atender a exigências específicas.

Músculos rápidos e lentos de vertebrados

O músculo estriado dos vertebrados é composto de fibras musculares que são classificadas em duas (ou mais) categorias distintas e que são frequentemente referidas como fibras rápidas e lentas. Essa terminologia pode facilmente gerar confusão e atualmente é comum indicar as fibras rápidas como *fibras fásicas* e as mais lentas como *fibras tônicas*. Geralmente, há uma diferença na quantidade de mioglobina presente nesses dois tipos de fibras. As fásicas, que possuem uma quantidade menor de mioglobina, são conhecidas como fibras pálidas ou brancas; as tônicas, com uma maior quantidade de mioglobina, como fibras vermelhas. Qualquer músculo

pode ser constituído de apenas fibras fásicas, ou apenas tônicas, ou uma mistura de ambas.

A distinção entre fibras musculares fásicas (rápidas) e tônicas (lentas) foi inicialmente feita em músculos de rã. A principal diferença funcional é que as fibras fásicas são utilizadas em movimentos rápidos e as tônicas para manter contrações prolongadas de baixa intensidade. O sistema fásico está associado a grandes fibras nervosas (10 a 20 μm de diâmetro), com velocidade de condução em torno de 8 a 40 m s^{-1} , que provocam respostas contráteis rápidas. Esse sistema é usado, por exemplo, no salto.

O sistemaônico (lento) possui fibras nervosas pequenas (em torno de 5 μm de diâmetro), com velocidade de condução de 2 a 8 m s^{-1} , provocando contrações musculares graduadas, acompanhadas de potenciais musculares não-propagados de pequena amplitude e duração prolongada. Esse sistema é usado, por exemplo, na manutenção da postura corporal (Kuffler e Williams, 1953a).

O músculo sartório da rã, que se estende ao longo da coxa e é usado principalmente para o salto, é inteiramente formado por fibras fásicas. O nervo junto ao músculo contém grandes fibras nervosas de condução rápida, cada uma delas está em contato com as fibras musculares por meio de um único terminal (placa motora). As fibras fásicas respondem de acordo com a lei do tudo-ou-nada, significando que quando um estímulo excede um determinado valor mínimo (*valor limiar*), elas respondem com uma contração total. Um aumento adicional na intensidade do estímulo não provoca um aumento da resposta. Desse modo, a fibra muscular não responde ou responde com intensidade máxima. Isso é conhecido como uma *resposta tudo-ou-nada*.

O músculoônico é diferente; suas fibras musculares, cujo comportamento em muitos aspectos guarda pouca semelhança com o das fibras fásicas, são inervadas por fibras nervosas de pequeno diâmetro, cujos pontos terminais de contato estão dispostos ao longo do comprimento da fibra muscular. Ao contrário das fibras musculares fásicas, a resposta das fibras tônicas não se espalha necessariamente por toda a fibra para produzir uma resposta completa de tudo-ou-nada, havendo inclusive um efeito de somação sob estimulação repetida.

É pequena a resposta a um estímulo único e a tensão aumenta com uma frequência repetida de estímulos. Portanto, é necessária uma estimulação repetida de pequenos nervos para provocar um acréscimo significativo na

tensão das fibras tônicas. Frequências crescentes aceleram a taxa de aumento da tensão. O relaxamento após a contração da fibra muscular lenta é no mínimo 50 a 100 vezes mais lento que após a ação de uma fibra fásica. Esse tipo de resposta tem uma função importante na atividade postural da rã (Kuffler e Williams, 1953b).

Quando desejamos estudar separadamente a função de tipos diferentes de fibras musculares, não procuramos músculos que contenham apenas um dos tipos. As diferenças observadas entre um músculo constituído apenas de fibras fásicas e um com apenas fibras tônicas poderiam simplesmente ser resultantes de localizações e usos diferentes dos 2 músculos. Portanto, é melhor analisar tipos diferentes de fibras encontrados em um único músculo.

O músculo gastrocnêmio do gato (que se estende do joelho ao tendão do calcanhar e é usado para estender o pé) pode ser usado para esse propósito. Ele apresenta não apenas dois, mas três tipos funcionais distintos de fibras musculares. Isso pode ser demonstrado da seguinte maneira: um neurônio motor isolado, na região apropriada da medula espinhal, é estimulado por meio de um microeletrodo, previamente introduzido, que ativa somente uma unidade motora, constituída por muitas fibras musculares inervadas conjuntamente por um único axônio do nervo. A estimulação de um outro neurônio motor ativará uma outra unidade motora. As diferentes unidades motoras podem provocar um dos três tipos de contração, dependendo do neurônio estimulado.

A figura 10.17 mostra a resposta dos três tipos de fibras: (1) um tipo de contração e fadiga rápidas, (2) um tipo de contração rápida, resistente à fadiga e (3) um tipo de contração lenta, que não entra em fadiga, mesmo durante estimulação prolongada. As fibras de contração lenta (tônicas) apresentam intervalos de contração duas vezes maiores que os das fibras de contração e fadiga rápidas (fásicas) (Tab. 10.3). A diferença na força desenvolvida pelo músculo é ainda mais surpreendente: as fibras de contração rápida desenvolvem uma força 10 vezes maior que as fibras de contração lenta e o preço disso é evidentemente uma fadiga muito mais rápida dessas fibras.

O fato de o músculo ser fásico ouônico não é necessariamente uma característica inerente constante; de alguma forma, parece depender de como o músculo é usado. Modificando-se a posição de inserção do tendão dos músculos da pata traseira de um coelho, é possível

fazer com que um músculoônico adquira características mais próximas de um músculo fásico.

No gato recém-nascido, todos os músculos parecem ser igualmente lentos e a diferenciação ocorre à medida que a musculatura vai sendo utilizada. Pela secção dos nervos de dois músculos e reconexão de cada nervo ao músculo oposto, foi demonstrado que quando um nervo do neurônio motor rápido (fásico) é conectado ao músculo lento (ônico), este é transformado em um músculo rápido (fásico). Da mesma forma, os neurônios motores lentos (ônicos) fazem com que músculos fásicos tornem-seônicos (Buller e col., 1960). Entretanto, tem sido evidenciado que a inervação cruzada não converte completamente um tipo muscular em outro, mas sim em uma forma mista (Buller e Lewis, 1964).

Os músculos dos peixes são também constituídos por fibras fásicas eônicas. Os peixes pelágicos, como a cavalinha e o atum, que nadam continuamente a velocidades relativamente lentas, possuem os dois tipos de fibras em diferentes massas musculares, que apresentam aparências surpreendentemente distintas. O músculoônico é vermelho-escuro devido à alta concentração de mioglobina, está localizado nas laterais do animal e se estende em direção à coluna vertebral. A natação à velocidade cruzeiro é inteiramente executada por esse músculo vermelho; a grande massa de músculo branco (tipo fásico) representa uma reserva de força para curtos surtos de atividade de alta velocidade (Fig. 10.18).

Os músculos natatórios dos tubarões estão também divididos em tipos similares, com menos de 20% da massa muscular formada por fibrasônicas. Novamente, as fibrasônicas são para a natação cruzeiro e as fásicas são usadas durante a natação vigorosa, como a perseguição a uma presa. As fibras fásicas têm a capacidade de desenvolver um alto nível de potência anaeróbia, como seria o esperado durante a atividade máxima e, correspondentemente, apresentam um alto teor de glicogênio. Após atividade vigorosa, o nível de glicogênio nas fibras rápidas cai acentuadamente. Durante períodos prolongados de natação lenta, entretanto, não há alteração no nível de glicogênio, indicando que essas fibras não são utilizadas durante a natação cruzeiro (Bone, 1966).

É interessante notar que a separação em músculo natatório branco e vermelho também é encontrada em um invertebrado. Na lula, os músculos do manto exibem uma separação nítida entre camadas que possuem uma grande

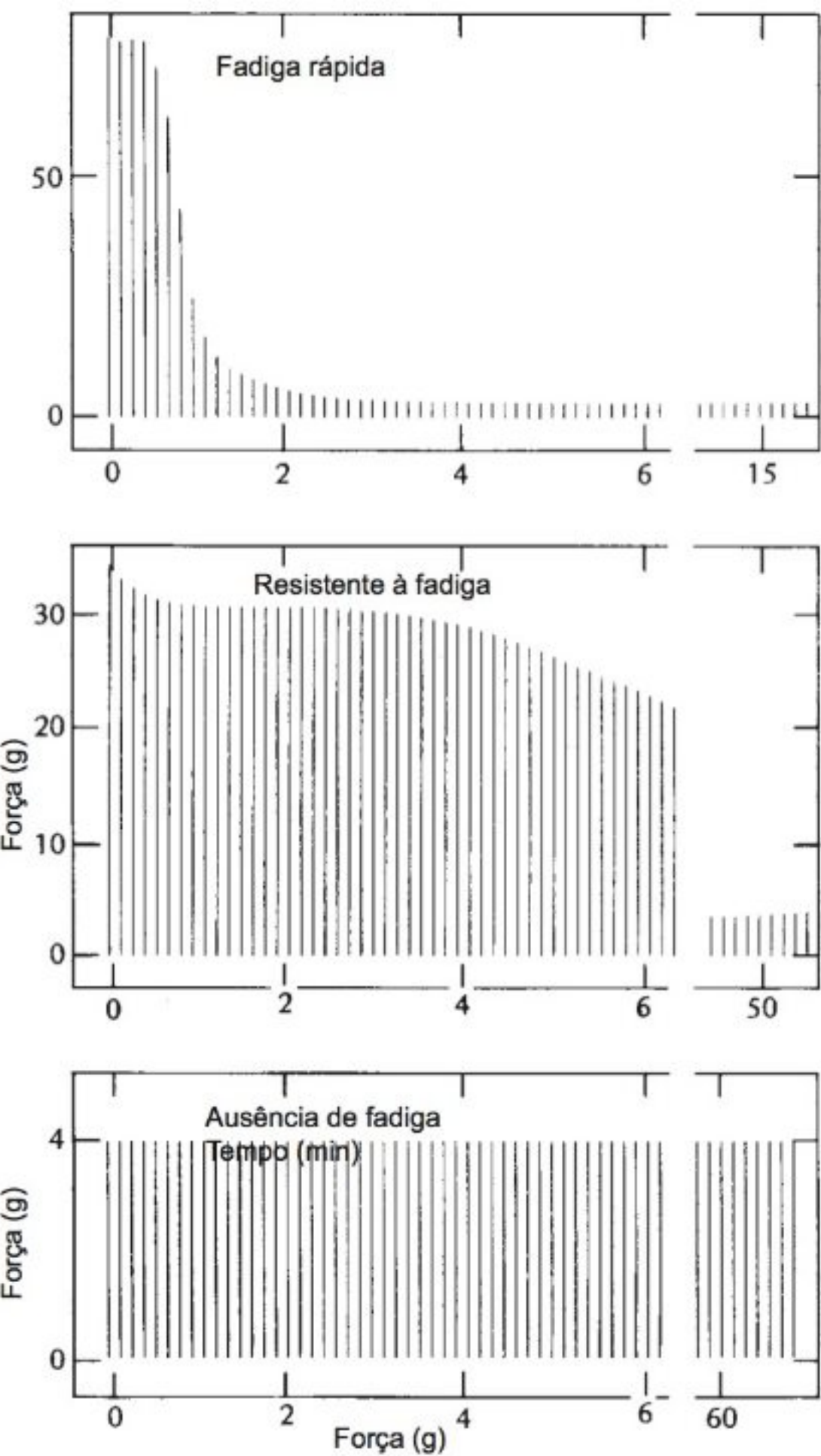


Fig. 10.17 O músculo gastrocnêmio de um gato contém três tipos de fibras que respondem à estimulação (40 por segundo) de três formas diferentes. Podem ser de contração e fadiga rápidas (acima), de contração rápida e resistente à fadiga (centro) e de contração lenta e que não entram em fadiga (abaixo) (Burke e col., 1971).

Tabela 10.3 Tempo de contração e força de tétano máxima de três tipos funcionais diferentes de fibras musculares, no músculo gastrocnêmio de um gato (Burke e col., 1971).

	Tipo de fibra		
	Contração e fadiga rápidas	Contração rápida e resistência à fadiga	Contração lenta
Tempo de contração fásica (ms)	34	40	73
Força de tétano (grama força)	60	20	5

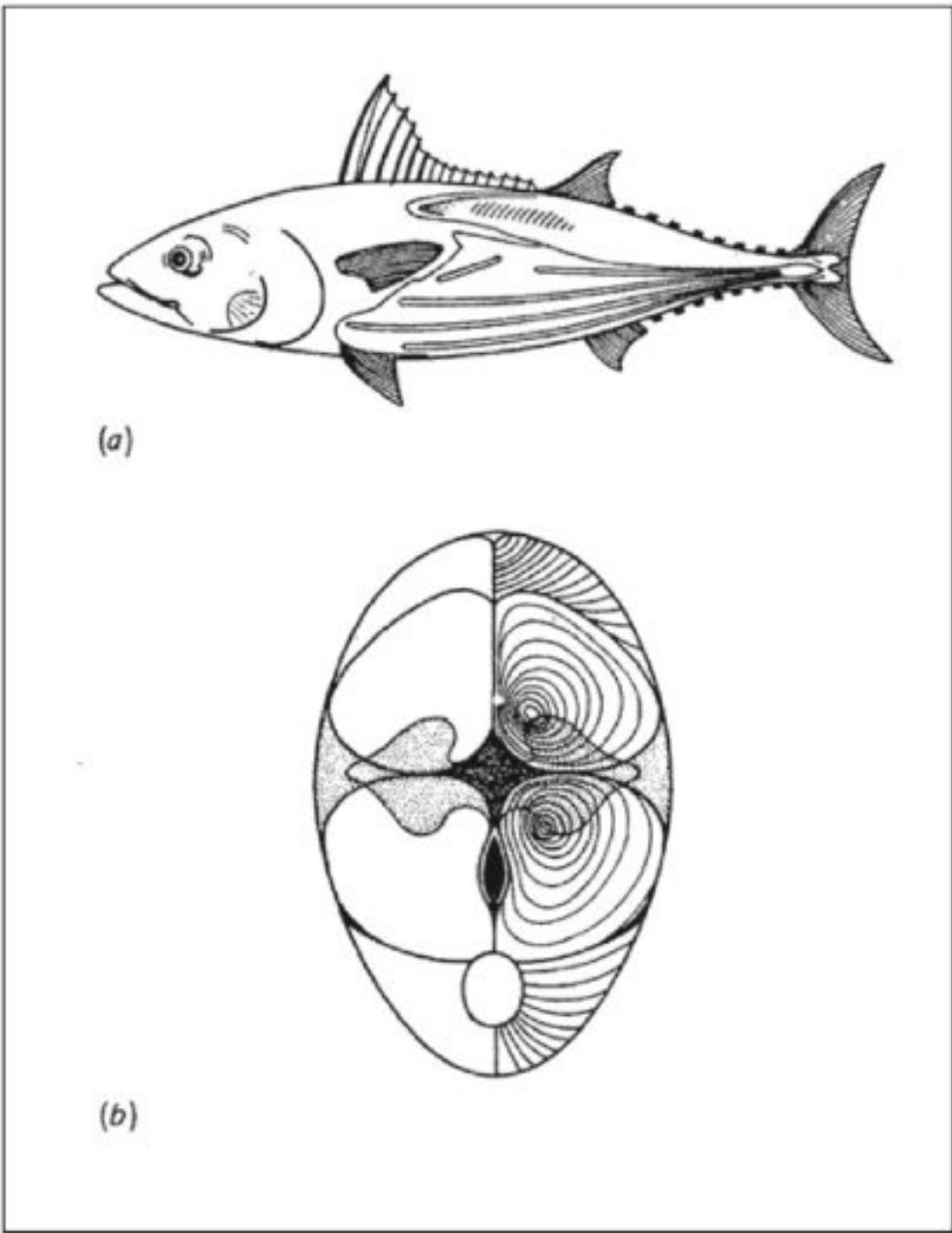


Fig. 10.18 Em um bonito (atum) (a), o músculo natatório vermelho (tônico), usado durante a natação cruzeiro, está localizado ao longo das laterais e em direção à coluna vertebral (pontilhado em b). O restante da grande massa de músculo branco (fásico) é usado na natação explosiva de alta velocidade (Rayner e Kennan, 1967).

densidade de mitocôndrias e enzimas oxidativas e uma camada pobre em mitocôndrias, mas rica em enzimas glicolíticas. Essa diferenciação metabólica é análoga ao músculo vermelho de peixes que mantém uma natação constante e ao músculo branco que proporciona a natação do tipo explosiva (Mommensen e col., 1981).

Músculo cardíaco

O músculo cardíaco contém filamentos de actina e miosina e estrias transversais idênticas às do músculo esquelético, porém, apresenta uma maior abundância de mitocôndrias. Isso é compreensível tendo em vista a necessidade constante do músculo cardíaco em trabalhar continuamente durante toda a vida do organismo.

Uma diferença importante em relação ao músculo esquelético é que, quando o coração começa a se contrair, uma onda de contração se espalha rapidamente por todo o músculo. Tal condição é resultante da estrutura característica do músculo cardíaco, que em vários aspectos difere da do esquelético (Fig. 10.19). O músculo cardíaco consiste de um grande número de células ramificadas que são ligadas nas extremidades por *discos intercalares* especializados. À medida que as fibras se ramificam, conectam-se às fibras adjacentes e formam uma complexa rede tridimensional. Os discos intercalares servem para manter a coesão intercelular; a intervalos irregulares ao longo do disco existem *junções de hiato* (*gap junctions*),* que são importantes, pois formam regiões de baixa resistência elétrica, que permitem o rápido espalhamento da excitação de uma fibra para outra ao longo de todo o coração.

O outro aspecto importante do músculo cardíaco está relacionado aos fenômenos elétricos que ocorrem durante a contração muscular. Durante a contração, a membrana celular das fibras musculares cardíacas, como em outras fibras musculares, sofre alterações elétricas, conhecidas como potenciais de ação (ver mais adiante neste capítulo). A particularidade do músculo cardíaco é que a membrana celular, após o término de um potencial de ação, permanece em estado refratário por um determinado período, o

suficiente para permitir que o músculo relaxe após cada potencial de ação. Em razão desse período refratário, o músculo cardíaco não consegue manter uma contração sustentada (tétano, ver p. 403); o período refratário é, portanto, essencial para a alternância rítmica entre contração e relaxamento do coração.

Em virtude do alastramento da contração por todo o coração, o órgão inteiro é “dirigido” pelas células em que se inicia a contração. Nos mamíferos, a contração inicial ocorre espontaneamente no local onde a veia cava penetra no coração. As células aí localizadas são conhecidas como *células marcapasso*. A excitação é transmitida para todo o átrio e depois para o ventrículo. O músculo do átrio é separado do ventrículo, exceto por um fino feixe de fibras que têm um diâmetro menor. O resultado é uma condução lenta entre o átrio e o ventrículo, assegurando que haja um retardo entre a contração de uma e outra câmara. Conseqüentemente, o ventrículo relaxado se enche de sangue durante a contração do átrio e em seguida contrai e expelle o sangue no sistema arterial.

Foi visto que a contração do coração é originada nas células marcapasso, que são células musculares especializadas. Como as contrações repetidas originam-se no tecido muscular, o coração dos vertebrados é considerado como sendo *miogênico*. O coração de alguns invertebrados, por outro lado, são chamados *neurogênicos*, pois as contrações iniciam-se por impulsos provenientes do sistema nervoso. A natureza miogênica do coração dos vertebrados não significa, entretanto, que não haja influência do sistema nervoso. Pelo contrário, a frequência e a amplitude podem ser modificados por nervos do sistema nervoso autônomo. Um deles é o nervo vago que contém fibras nervosas parassimpáticas que liberam acetilcolina, causando a redução da frequência cardíaca. A estimulação pelos nervos simpáticos provoca a liberação de noradrenalina, elevação da frequência de batimentos cardíacos e contrações mais vigorosas do músculo cardíaco.

Músculo liso

Ao contrário do músculo estriado (nos vertebrados, os músculos esqueléticos e cardíacos), os músculos dos órgãos internos são lisos (também chamados de músculos não-estriados, ou involuntários). Nos vertebrados, esse tipo de músculo é observado no estômago, intestino, bexiga, ureteres, útero, brônquios, vasos sanguíneos

* As junções de hiato (*gap junctions*) são regiões onde as membranas de células adjacentes encontram-se justapostas, formando um intervalo que é mais estreito que em outras regiões. Essas junções provavelmente são responsáveis pela baixa resistência elétrica.

etc. O músculo liso também está presente em um grande número de invertebrados, porém, sem formar grupos funcionais coerentes.

A contração do músculo liso depende dos filamentos das mesmas proteínas presentes no músculo estriado, actina e miosina,* e de um suprimento energético proveniente do ATP. O músculo liso é desprovido de estrias transversais, características do músculo esquelético, porque a disposição dos filamentos de actina e miosina é menos ordenada. Contudo, os filamentos de actina encontram-se predominantemente orientados em paralelo ao eixo longo da célula e, portanto, é esta a direção da força de contração.

O músculo liso não foi tão amplamente estudado quanto o músculo estriado, por várias razões. Uma é que o músculo liso consiste de células muito menores que as do músculo estriado (ver Fig. 10.19). As fibras têm apenas uma fração de milímetro de comprimento e, geralmente, estendem-se em diversas direções. O músculo liso não é um órgão discreto como um músculo esquelético, mas geralmente é parte integrante do tecido de algum outro órgão. Por exemplo, a parede do intestino tem uma camada de músculos lisos, onde as células musculares envolvem o intestino circunferencialmente. Dentro desta camada de músculo, as células são agrupadas e conectadas por uma matriz extracelular mais extensa do que no músculo esquelético. A camada de músculo liso é então coberta, de ambos os lados, por uma camada de tecido conjuntivo, que se encontra interconectada com a matriz intracelular circunjacente às células. Isto torna difícil isolar boas preparações de fibras musculares lisas para estudo direto.

A contração do músculo liso é desencadeada por um mecanismo diferente daquele do músculo esquelético. Como neste último, a contração do músculo liso eleva a concentração de íons cálcio, mas estes difundem-se para dentro da célula a partir do fluido extracelular. Apesar

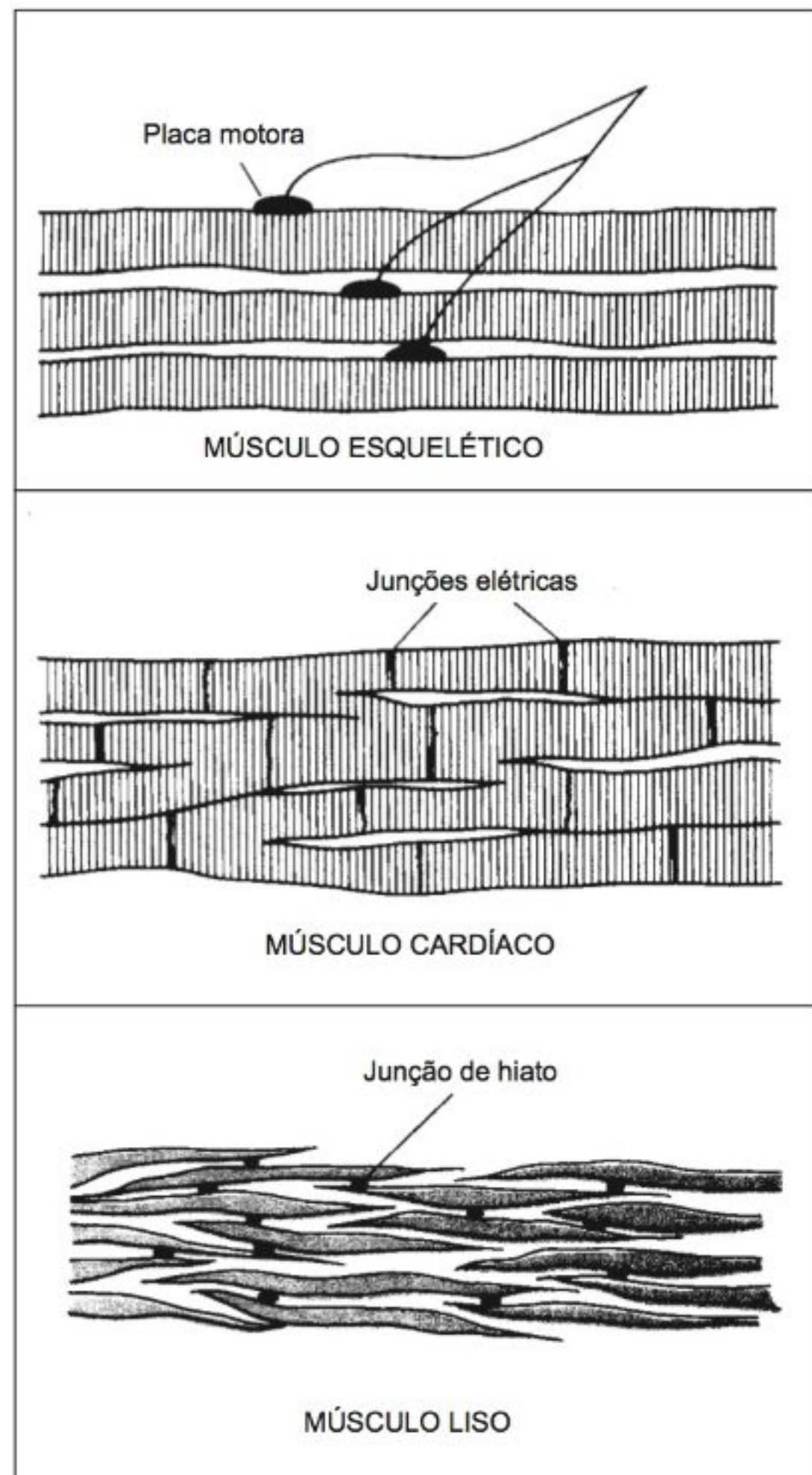


Fig. 10.19 Características estruturais principais dos três tipos fundamentais de músculo de vertebrados.

* A actina e a miosina encontradas no músculo liso, contudo, são *isoformas* diferentes das presentes no músculo cardíaco e esquelético. As diferentes isoformas de uma proteína têm diferentes seqüências de aminoácidos e, portanto, características distintas, mas as seqüências de aminoácidos das isoformas apresentam acentuadas semelhanças, que nos permitem reconhecer que são variações da mesma proteína.

de este processo ser muito lento para a contração do músculo esquelético, a difusão através da membrana celular é suficientemente rápida para os músculos lisos, porque as suas células apresentam uma área de superfície ampla em relação ao seu volume e a ativação delas é

lenta. Não há troponina para regular a interação entre a miosina e a actina em um músculo liso. A elevação da concentração de cálcio ativa a miosina por uma via de fosforilação e os filamentos grossos da miosina ativada puxam os filamentos da actina.*

Uma ampla variedade de estímulos pode iniciar a contração do músculo liso e estes estímulos variam entre os diferentes tecidos. Os nervos geralmente regulam a contração do músculo liso, mas não há junções neuromusculares como nos músculos esqueléticos. Ao invés disso, as terminações nervosas liberam neurotransmissor no espaço extracelular do feixe muscular e este se une a receptores distribuídos por toda a superfície da célula. A distribuição difusa de receptores na superfície da célula também permite que os músculos lisos sejam estimulados por hormônios que se difundem para dentro do feixe muscular, a partir do sistema circulatório. Por exemplo, a adrenalina pode causar a contração dos músculos lisos de todo o corpo. Finalmente, a contração dos músculos pode ser regulada por mecanismos localizados no feixe muscular – nas paredes de um vaso sanguíneo, por exemplo, a contração é regulada por compostos liberados pelas células endoteliais que revestem o vaso (Edvinsson e Uddman, 1993).

A despolarização elétrica também causa a contração dos músculos lisos. Quando uma quantidade pequena de células do músculo liso é submetida a um estímulo elétrico, a contração se espalha para as células adjacentes através das junções de hiato, permitindo o fluxo de íons entre as células. Como ocorre no músculo cardíaco, a presença de junções de hiato permite que as células adjacentes se comuniquem, coordenando suas atividades.

Alguns músculos lisos apresentam *contrações rítmicas espontâneas*, cuja frequência e intensidade variam muito. Isto se aplica particularmente aos músculos da parede intestinal, que servem para mover o conteúdo do intestino enquanto ondas peristálticas de contração passam por ele. A regulação da contração destes músculos controla a força e a frequência das contrações.

* Evidentemente, nas células inativas dos músculos lisos, a miosina não é apenas incapaz de se unir aos filamentos de actina, mas a polimerização em filamentos grossos também não ocorre. Quando a célula é estimulada a se contrair, os eventos de fosforilação que ativam a miosina também permitem a sua polimerização em filamentos grossos (Gillis e col., 1988).

A contração dos músculos lisos é muito diferente da que ocorre nos músculos esqueléticos. O grau de encurtamento é variável, mas o músculo liso é capaz de ajustar o seu comprimento dentro de um amplo intervalo. Tanto a ativação quanto a velocidade de contração são mais lentas. Além disso, o músculo liso pode manter a contração por períodos prolongados, com um gasto muito menor de energia do que o encontrado no músculo esquelético (Murphy, 1988).

Há, em geral, uma relação inversa entre a velocidade de contração e a energia necessária para manter a tensão muscular (Rüegg, 1971). Esta relação é levada ao extremo em alguns músculos dos moluscos bivalves, conhecidos como *músculos catch*, que conseguem manter a contração por horas ou dias.

Músculo catch dos moluscos

Os bivalves se protegem, fechando suas conchas. Um ou mais músculos adutores fracionam uma concha de encontro a outra, mantendo-as fechadas contra a ação elástica da articulação. As espécies que vivem na zona do estirâncio, necessitam manter suas conchas fechadas quando a água recua e o músculo é mantido contraído por horas, com as conchas ligeiramente fechadas, sob condições que provavelmente são completamente anaeróbias.

Quando uma estrela-do-mar ataca um mexilhão, ela acopla seu pé tubular nas duas conchas e tenta separá-las. Durante o teste de resistência protetora, o músculo de fechamento do bivalve permanece em estado de contração, conhecido como *catch*, que é bastante diferente de uma contração tetânica comum. Um músculo em *catch* parece manter a contração sem entrar em fadiga, com muito pouco, ou sem aumento no consumo de oxigênio.

Em algumas espécies, os músculos do fechamento das conchas estão divididos em duas porções, uma de fibras lisas e outra de fibras estriadas. A parte estriada contrai rapidamente, como as fibras estriadas de outros invertebrados. A porção lisa apresenta uma contração muito mais lenta, e pode entrar em *catch*, permanecendo contraída por longos períodos para manter as conchas fechadas.

O músculo mais estudado do tipo *catch* é o músculo retrator anterior do bisso (MRAB) do mexilhão azul (*Mytilus edulis*), que contém apenas fibras lisas. O bisso consiste em fibras que conectam o animal ao seu

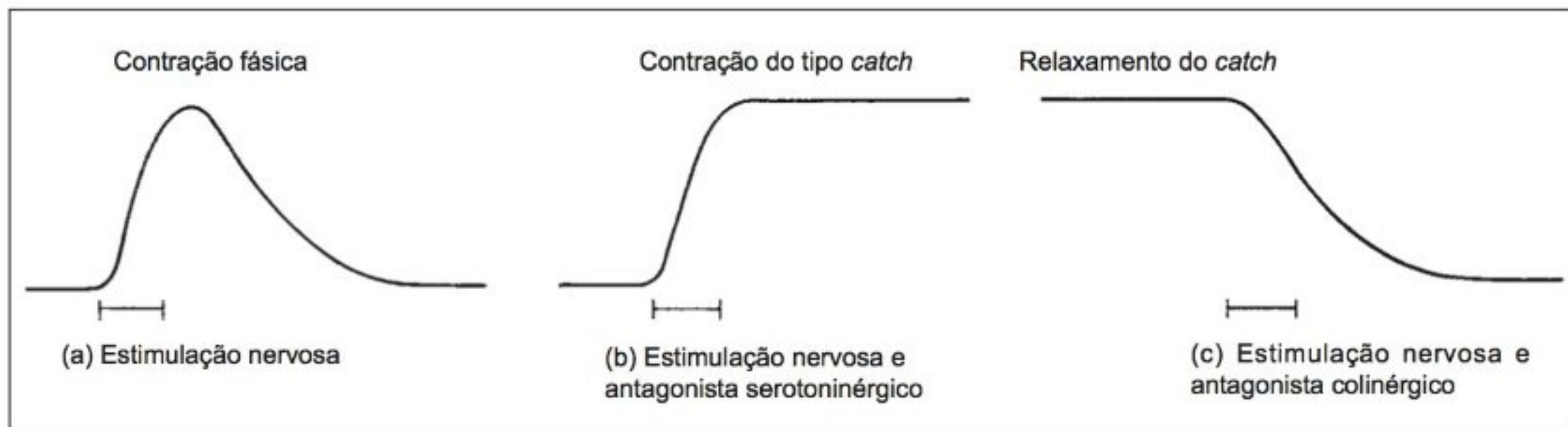


Fig. 10.20 (a) Reações do MRAB à estimulação nervosa por uma contração fásica breve. (b) Se um antagonista serotoninérgico estiver presente, a estimulação nervosa fará com que o músculo entre em *catch*. (c) Se um inibidor da acetilcolina estiver presente, a estimulação nervosa causará o relaxamento do *catch* (Twarog, 1979).

substrato, e o MRAB permite alterações na orientação e na elevação do animal acima do substrato. O nervo do MRAB é misto, isto é, contém fibras nervosas de excitação e relaxamento. As fibras de excitação liberam acetilcolina, que despolariza as fibras lisas, produzindo um aumento do cálcio intracelular e a contração, assim como outras fibras lisas. As fibras de relaxamento liberam serotonina, que causa um aumento da concentração intracelular de AMPc.

A figura 10.20 apresenta os resultados da estimulação do nervo do MRBA. Se o nervo for estimulado de um modo que tanto as fibras excitatórias quanto as de relaxamento são ativadas, então, tanto a acetilcolina como a serotonina serão liberadas no MRBA. Isto produz uma contração, devido à elevação do cálcio intracelular, seguida pelo relaxamento causado pelo AMPc. Se o nervo for estimulado enquanto o músculo é banhado com um antagonista da serotonina (como se houvesse apenas a estimulação das fibras excitatórias), então o músculo contrairá, mas não relaxará depois do término da estimulação, ou seja, ele entrará em *catch*. Se o antagonista da serotonina for removido e o nervo for estimulado enquanto o músculo está sendo banhado com um antagonista da acetilcolina (como se houvesse apenas a estimulação das fibras de relaxamento), então o *catch* será anulado e a tensão liberada (Twarog, 1979).

O mecanismo de obtenção do *catch* ainda não é bem compreendido. Acredita-se que a miosina do músculo *catch* é uma isoforma que responde a concentrações elevadas de cálcio intracelular de uma forma similar

às outras miosinas, mas não libera o filamento fino de actina quando a concentração de cálcio intracelular é reduzida à concentração de repouso. A miosina permanece unida à actina; ela não passa por um ciclo de liberação da ligação e de nova união, assim como não hidrolisa o ATP. Isto permite que o músculo mantenha a tensão por períodos prolongados, sem gasto adicional de energia. O *catch* é anulado quando o AMPc, na presença de concentrações baixas de cálcio intracelular, faz com que a miosina libere os filamentos finos de actina através de um mecanismo desconhecido (Watabe e Hartshorne, 1990).

A capacidade de manter a tensão sem gasto de energia é vantajosa para os animais sob condições anaeróbias, especialmente se esta tensão precisa ser mantida por períodos prolongados. Como veremos adiante, existe uma outra forma de atingir este objetivo, encontrada nos equinodermas que lutam avidamente contra os moluscos, em uma disputa de forças para abrir a concha destes últimos.

Músculo dos crustáceos

Os músculos dos crustáceos apresentam, em essência, algumas características que, em graus variados, estão presentes nos músculos de muitos outros animais. Serão discutidos dois pontos: (1) a disposição macroscópica das fibras musculares em músculos peniformes ou de fibras paralelas e (2) a enervação múltipla de uma única fibra muscular e sua resposta a diferentes nervos.

Qualquer pessoa que já tenha manipulado caranguejos ou lagostas vivos tem conhecimento da dor que pode

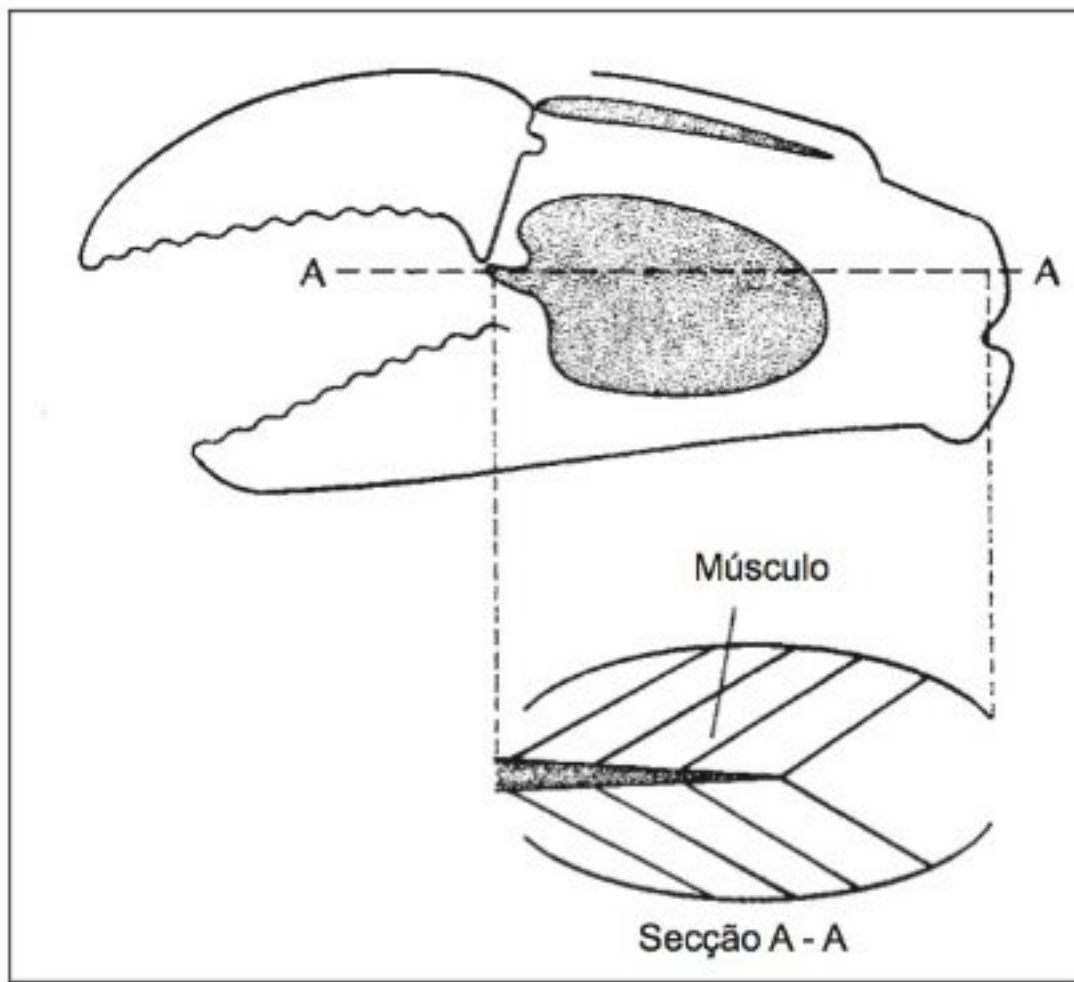


Fig. 10.21 Os músculos na pinça de um caranguejo ou lagosta estão dispostos de tal modo que seja obtida uma vantagem mecânica. Essa disposição peniforme também permite que o músculo avolume-se durante a contração, o que de outra forma seria impossível dentro do espaço restrito da pinça (Alexander, 1983).

ser causada pela força impressionante que esses animais podem exercer por meio de suas pinças. Tal condição não se deve a um vigor muscular extraordinariamente grande, mas sim à disposição anatômica das fibras. Na pinça de um caranguejo, o músculo é *peniforme*. Isso significa que as fibras, ao invés de serem paralelas na direção da tração, estão dispostas em ângulo, aumentando muito a vantagem mecânica (Fig. 10.21).

No espaço restrito da pinça, um músculo peniforme com um determinado volume pode conter mais fibras de pequeno tamanho que um músculo de fibras paralelas. A maior força, atribuível a esse arranjo mecânico, é obtida às custas da distância ao longo da qual o ponto de apoio pode ser movimentado. Na pinça do caranguejo, o músculo de fechamento pode exercer, devido ao arranjo peniforme das fibras, cerca do dobro da força que seria possível caso a disposição fosse de fibras paralelas (Alexander, 1983).

Uma outra vantagem do músculo peniforme da pinça do caranguejo está relacionada ao espaço restrito no qual ele se move. À medida que o músculo de fibras paralelas contrai, sua secção transversal aumenta, o que causaria dificuldades no interior rígido da pinça.

Devido à disposição das fibras no músculo peniforme, entretanto, a cavidade da pinça do caranguejo pode ser quase que completamente preenchida por músculo, pois, quando as fibras encurtam, seus ângulos são modificados, proporcionando espaço para o aumento do volume. Tal condição seria impossível em um músculo de fibras paralelas dentro de um espaço limitado.

Um músculo peniforme consegue realizar apenas a mesma quantidade de trabalho que um músculo de fibras paralelas de igual volume, porque a maior força de contração é compensada por uma diminuição correspondente na distância de encurtamento. Deve-se observar que os músculos peniformes não são exclusivos dos crustáceos, pois também são encontrados com frequência em vertebrados.

O aspecto mais interessante do músculo do crustáceo é a *inervação múltipla*: as fibras musculares isoladas podem ser inervadas por duas ou mais fibras nervosas. Além dos nervos múltiplos que estimulam a contração do músculo, muitos músculos de artrópodos também possuem nervos inibitórios, cuja estimulação resulta no relaxamento muscular caso o músculo esteja previamente em estado de contração.

Uma outra característica dos crustáceos é que o músculo por inteiro é geralmente inervado por somente alguns, ou um único axônio. Isso faz com que o músculo funcione como uma unidade isolada. O grau de resposta é resultante de variações nos impulsos nervosos, em combinação com o equilíbrio entre impulsos excitatórios e inibitórios. Um músculo pode, portanto, dependendo dos impulsos que recebe, funcionar como um músculo rápido ou lento.

Por exemplo, o músculo do salto da parte posterior da pata de um gafanhoto é inervado por três axônios: excitatório rápido, lento e um inibitório. A resposta ao axônio rápido é um espasmo de curta duração; a resposta a um impulso numa fibra lenta é dificilmente detectável, mas impulsos repetitivos produzem uma intensidade crescente na resposta. Algumas das fibras musculares inervadas pelo axônio lento são também inervadas por um axônio inibitório. Os impulsos neste axônio reduzem a resposta do axônio lento e induzem o relaxamento muscular (Usherwood, 1967).

A diferença na inervação dos músculos de vertebrados e crustáceos é apresentada na figura 10.22. Como exposto anteriormente, a característica mais surpreen-

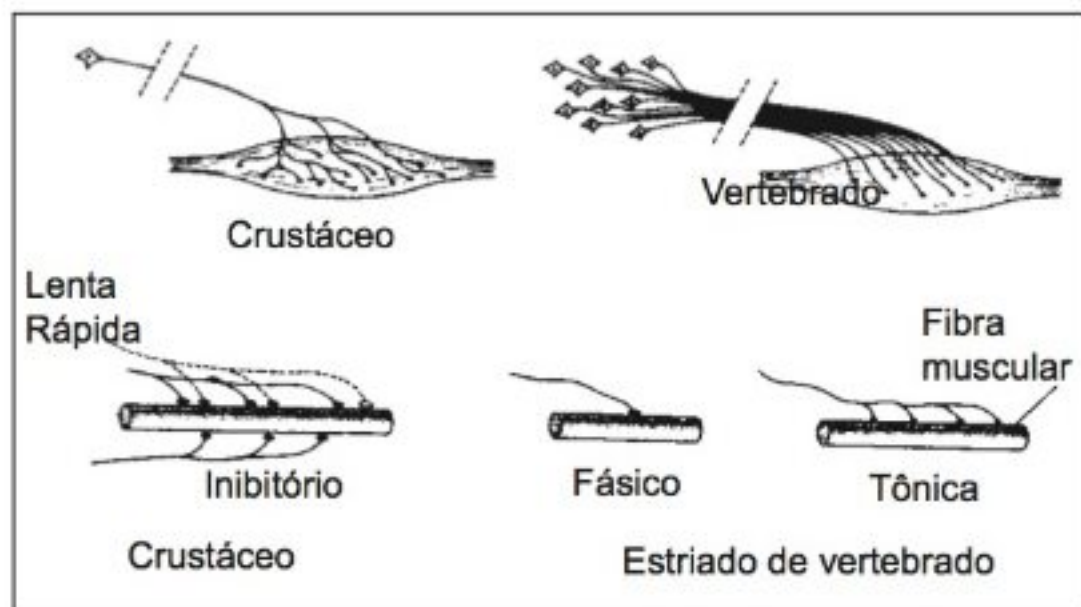


Fig. 10.22 Acima: um músculo de crustáceo é innervado por poucos neurônios e as fibras nervosas se ramificam intensamente e innervam todo o músculo. O músculo de vertebrados é innervado por um grande número de neurônios na medula espinhal, cada um innervando um número relativamente pequeno de fibras musculares. Abaixo: uma fibra muscular de crustáceo innervada por três diferentes fibras nervosas; uma para contração rápida, uma para contração lenta e uma para inibição.

dente do músculo do crustáceo é que ele é innervado por duas ou mais fibras nervosas diferentes. Geralmente, há uma fibra excitatória rápida, uma excitatória lenta e, finalmente, uma inibitória. Em muitos músculos, a maioria das fibras é innervada por nervos rápidos, enquanto um número menor é innervado por um nervo lento. Em combinação com as fibras inibitórias, isso permite uma ampla variação no grau das contrações.

A outra característica do músculo de crustáceos que é diferente em relação ao músculo de vertebrados, é que o músculo todo é geralmente innervado por poucos neurônios no sistema nervoso central, os quais entram em contato com um número correspondentemente pequeno de axônios que se ramificam e fazem conexões com fibras do músculo inteiro.

Por outro lado, o músculo de vertebrados é innervado por um grande número de neurônios do sistema nervoso central e cada fibra nervosa entra em contato com apenas um pequeno número de fibras em todo o músculo. No músculo rápido (fásico) de vertebrados, o grau da contração muscular depende do número de axônios que transmitem impulsos excitatórios aos seus respectivos

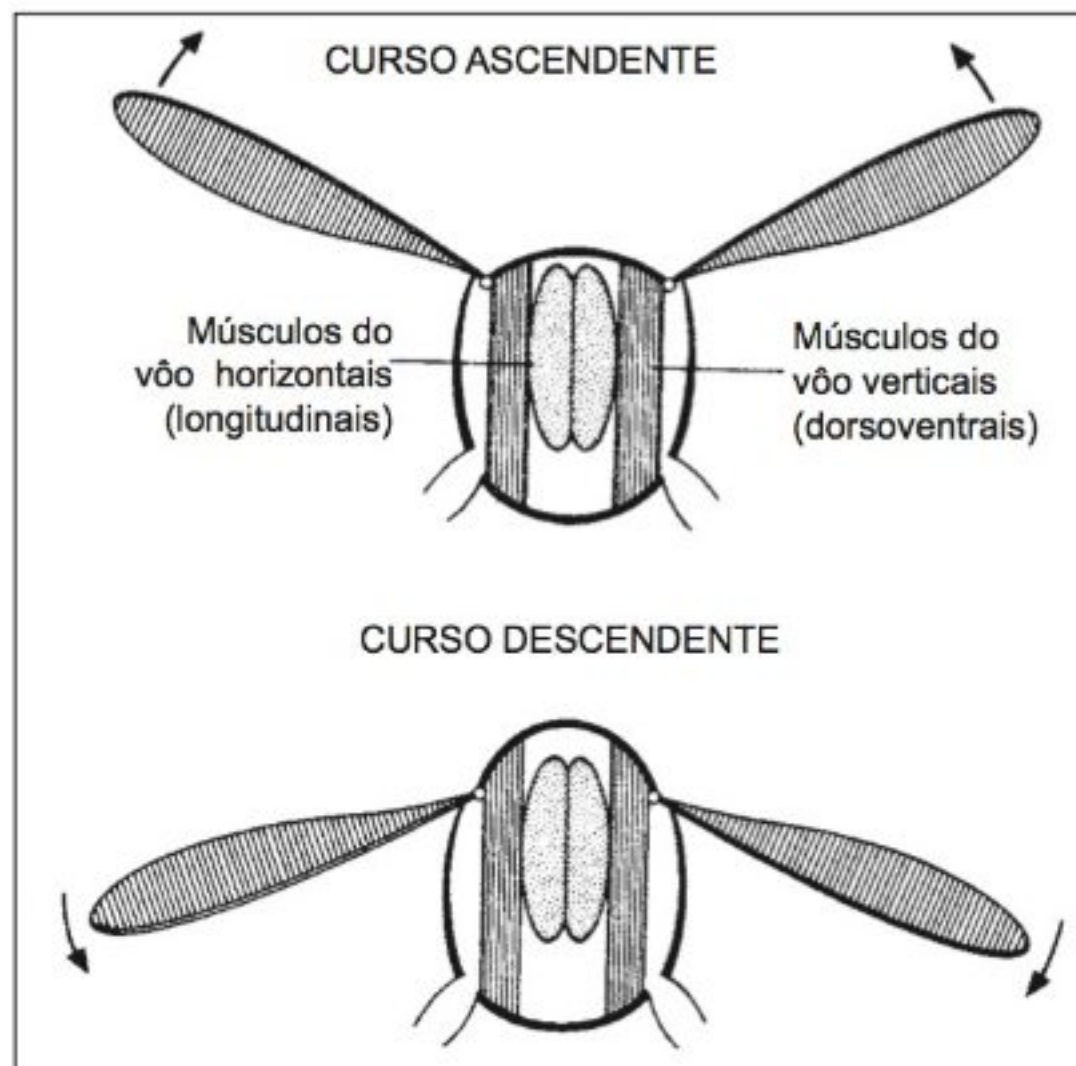


Fig. 10.23 Em alguns insetos, os músculos do vôo, juntamente com o tórax elástico, formam um sistema oscilatório que possibilita o batimento das asas a uma frequência muito maior que aquela proporcionada pelos impulsos nervosos. Para mais detalhes, ver texto.

pequenos grupos de fibras. A inibição não ocorre no músculo de vertebrados; nesses, a inibição é feita no nível dos neurônios do sistema nervoso central e não no nível do músculo (Hoyle, 1957; Wiersma, 1961).

Músculo do vôo de insetos

Muitos insetos, como as libélulas, mariposas, borboletas e gafanhotos, exibem uma frequência relativamente baixa de batimentos de asas e cada contração muscular ocorre em resposta a um impulso nervoso. Como a contração do músculo é sincronizada com o impulso nervoso, esse tipo é conhecido como *músculo sincrônico*.

Muitos insetos pequenos, como as abelhas, moscas e mosquitos, batem suas asas a uma frequência de 100 a mais de 1.000 batimentos por segundo (Sotavalta, 1953). Isso é demasiadamente rápido para que um impulso nervoso atinja o músculo a cada contração, exerça o seu efeito e decaia antes que o próximo impulso seja transmitido. Consequentemente, para que os músculos contraíam a altas frequências, eles devem ser estimulados por algum outro mecanismo.

Esses músculos rápidos possuem nervos, porém, os impulsos nervosos são transmitidos a uma frequência mais baixa que as contrações e, portanto, os músculos são denominados de *músculos assíncronos*. Devido às miofibrilas serem muito distintas nesse tipo de músculo, ele é também conhecido como *músculo fibrilar*. Ele é encontrado em quatro ordens de insetos: moscas e mosquitos (dípteros), vespas e abelhas (himenópteros), besouros (coleópteros) e percevejos verdadeiros (hemípteros).

A primeira surpresa é que os músculos no interior do tórax de um inseto de batimento de asas rápido não estão acoplados às asas, mas à parede do tórax. Há dois conjuntos de músculos, que por conveniência podem ser chamados de vertical e horizontal. O efeito primordial da contração muscular é deformar o tórax e devido ao menor encurtamento das fibras, apenas uma pequena fração do comprimento muscular, a contração pode ocorrer muito rapidamente. No entanto, a propriedade mais importante do músculo assíncrono é que a contração é uma resposta ao estiramento.

Quando os músculos verticais contraem, o tórax é deformado, assumindo uma nova posição com um estalido, de modo que a tensão é subitamente dissipada dos músculos verticais em contração (Fig. 10.23). Entretanto, uma modificação repentina na forma do tórax causa o estiramento do conjunto horizontal de músculos do vôo, que por sua vez funciona como um estímulo para a contração. Tal contração deforma o tórax na direção oposta e ele subitamente estala de novo para voltar à posição inicial, liberando a tensão dos músculos horizontais. Isso causa o estiramento dos músculos verticais que respondem com uma nova contração e assim por diante.

O tórax elástico junto com seus músculos constituem um oscilador mecânico, que pela energia emanada dos músculos é mantido em oscilação sem ser refreado por forças de atrito. A resistência mais importante decorre, naturalmente, do arrasto junto às asas à medida que impulsionam o inseto e a maior parte do trabalho muscular é usado para superá-lo. O vôo continua, embora os impulsos nervosos sejam transmitidos a intervalos de várias contrações musculares. Em alguns casos, até 40 batimentos das asas foram registrados para cada impulso nervoso. Entretanto, os impulsos nervosos são necessários para o início do vôo e para a manutenção da atividade contínua do mesmo (Pringle, 1949, 1957).

ESQUELETOS

A maioria dos tecidos do corpo de um animal é mole; algum suporte interno é necessário para impedir que o corpo de um animal terrestre ceda ao seu próprio peso, ou que o corpo de um animal aquático seja deformado por forças externas, como a provocada pela água que flui ao seu redor. Este suporte interno é fornecido pelo esqueleto.

Já que o esqueleto resiste à deformação, ele é a principal estrutura junto à qual os músculos se conectam e tracionam. O músculo traciona um elemento rígido em uma direção e, tipicamente, um *músculo antagonista* conecta-se ao mesmo elemento rígido, de tal sorte que a contração deste segundo músculo alonga o primeiro e vice-versa. Isto é necessário porque os músculos podem exercer a força apenas na direção do encurtamento – eles não conseguem retornar ao comprimento de repouso, a menos que uma força externa os puxe.

O esqueleto geralmente é constituído de uma estrutura rígida e articulada, mas em alguns organismos, estruturas hidrostáticas atuam como esqueletos. Portanto, devem ser consideradas as seguintes categorias:

Esqueleto rígido

Endoesqueleto: vertebrados

Exoesqueleto: insetos, crustáceos

Esqueleto hidráulico

Líquido + paredes moles: vermes, polvos, estrelas-do-mar

Líquido + elementos rígidos: patas de aranhas

Músculos como paredes e fluido: língua dos vertebrados, tentáculos dos polvos e lulas, trombas dos elefantes

Esqueletos rígidos

O endoesqueleto dos vertebrados é um sistema de ossos conectados por articulações. Tipicamente, o músculo é conectado a dois ossos, formando uma articulação. A contração muscular cria um momento mecânico

$$M = Fd$$

em que M é o momento, F é a força exercida pelo músculo e d é a distância desde a inserção do músculo no osso

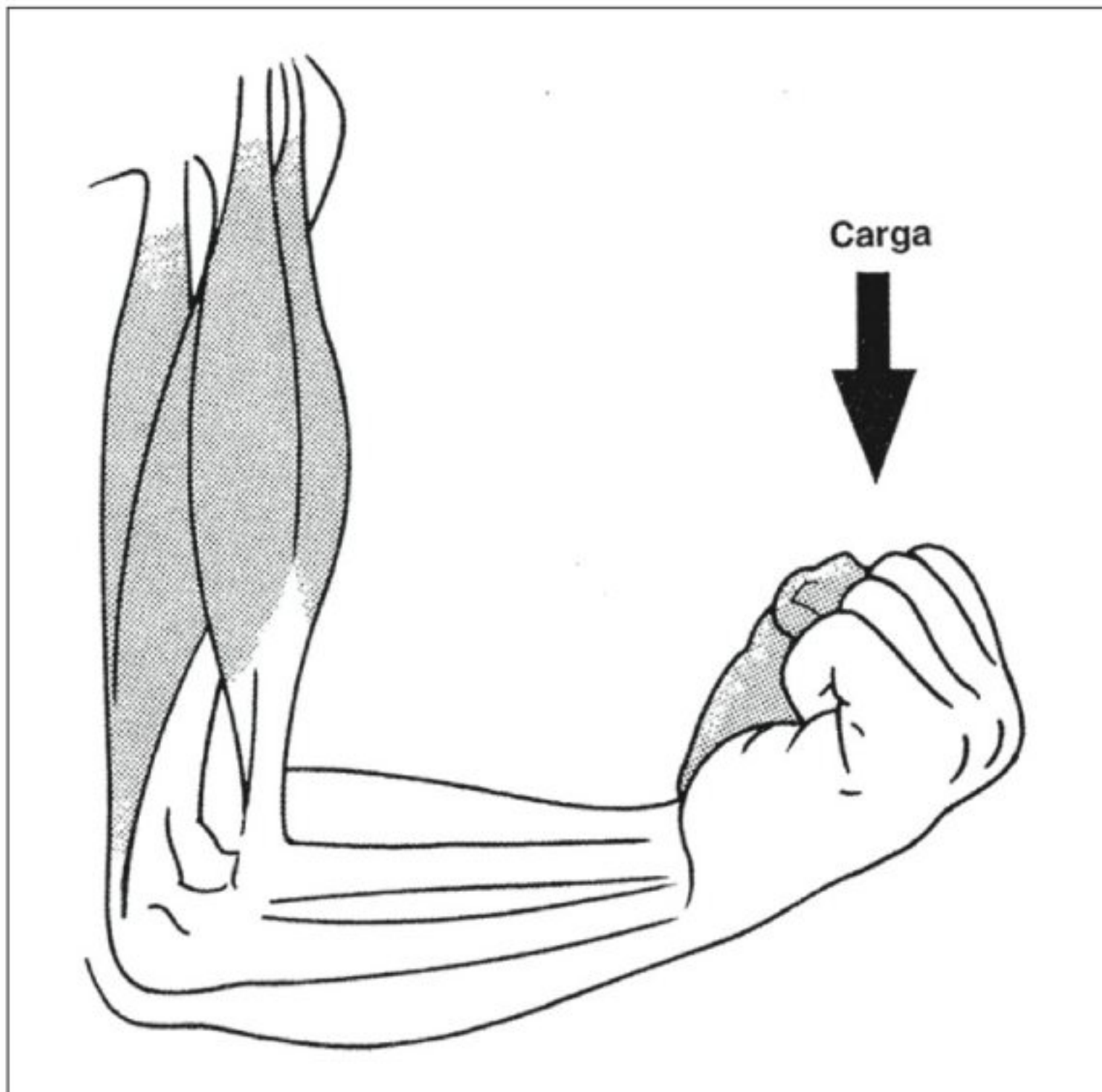


Fig. 10.24 Os músculos e elementos estruturais rígidos do endoesqueleto e exoesqueleto formam alavancas mecânicas. A contração de um músculo cria um momento mecânico ao redor do ponto pivô igual à força de contração muscular (F) multiplicada pela distância (d) entre a inserção do músculo e o ponto pivô. Os músculos antagonistas estão ilustrados de forma simplificada como o flexor (dobra a articulação) e o extensor (endireita a articulação).

até o ponto pivô da articulação. Este momento causa a rotação do osso ao redor da articulação (Fig. 10.24). O músculo antagonista cria um momento que causa rotação na direção oposta.

O osso em movimento age como uma alavanca e fornece uma vantagem mecânica. Por exemplo, se o ponto de inserção do músculo estiver mais próximo de uma articulação, o momento gerado pela contração deste músculo é reduzido. O músculo consegue erguer somente cargas leves localizadas na extremidade livre do osso, mas para uma dada alteração no comprimento do músculo, o ângulo ao longo do qual o osso se move aumenta. Por outro lado, se o ponto de inserção for mais distante da articulação, o momento aumenta e o ângulo diminui.

As articulações dos esqueletos dos vertebrados apresentam um desafio em termos de construção. Em primeiro lugar, elas devem permitir o movimento de dois

ossos em ângulos apropriados. Em segundo, elas não podem se separar. Em terceiro, elas precisam suportar pressões intensas (força por unidade de área de contato) nos pontos pivôs. Em quarto lugar, elas devem estar bem lubrificadas para permitir um movimento fácil e evitar que as suas superfícies sofram desgaste. Portanto, as articulações são muito bem elaboradas. Considere o joelho humano, no qual as extremidades dos ossos longos são cobertas por cartilagens, que agem como um amortecedor de superfície suave, com pouco atrito. A articulação é banhada por um fluido extracelular rico em *ácido hialurônico*, uma molécula de cadeia longa que age como um lubrificante. Finalmente, os dois ossos são unidos por uma série de *ligamentos* – cordas tendinosas de colágeno que vão de um osso até o outro. Os ligamentos e o formato das superfícies da cartilagem restringem o movimento ósseo em um único plano. Na realidade, o movimento em qualquer outro plano danificará prova-

velmente os ligamentos e a cartilagem, causando lesões que já abreviaram as carreiras de muitos atletas.

Enquanto que os vertebrados têm a maioria dos seus tecidos moles drapejados ao redor do esqueleto, o esqueleto do artrópode é localizado no exterior do corpo. Uma cutícula rígida cria elementos firmes e ocos, e os tecidos moles do corpo são suspensos dentro destes elementos. Os músculos, todavia, agem da mesma forma que nos vertebrados, ou seja, são inseridos em dois elementos rígidos, formando uma articulação, e a contração deles causa rotação ao redor da articulação.

Qual seria o melhor arranjo? Comparemos estes dois tipos de estruturas. Por uma questão de simples mecânica, um tubo cilíndrico e oco é capaz de suportar muito mais peso sem vergar do que um bastão sólido e cilíndrico, feito com a mesma quantidade de material. Portanto, já que o animal é capaz de suportar apenas uma parte do peso do esqueleto, é mais vantajoso usar este material em um tubo. É precisamente isto que os artrópodes fizeram, e neste aspecto eles parecem ter vantagem em relação aos vertebrados.

Esqueletos hidráulicos

O esqueleto hidráulico consiste tipicamente de uma câmara com paredes flexíveis, completamente preenchidas com água ou um fluido corpóreo. Estas paredes contêm músculos que se conectam uns aos outros por meio do tecido conjuntivo. Quando os músculos contraem, eles criam uma tensão na parede que pressuriza o fluido. Já que a água é incompressível, o volume da câmara permanece constante. Se o fluido for incapaz de mover-se, a contração muscular será isométrica e a câmara se tornará rígida. Se uma parte da parede da câmara apresentar menor tensão, ela irá ceder em razão da pressão e o fluido caminhará para essa porção da câmara à medida em que ela expande, enquanto o restante da câmara contrai.

Minhocas

A função do esqueleto hidráulico na locomoção de minhocas foi estudada minuciosamente. A minhoca comum é um exemplo familiar. A parte central da minhoca contém o canal alimentar, os cordões nervosos e outros órgãos, mas também contém um espaço preenchido por fluido. A parede de seu corpo apresenta duas camadas

musculares que se estendem em duas direções distintas, tanto em folhetos circulares ao redor do corpo como na direção longitudinal.

O corpo da minhoca pode ser visto como um cilindro, cujo volume é dado por

$$V = \pi r^2 l$$

em que V é o volume do cilindro, r é o raio e l é o comprimento. A contração dos músculos circulares reduz o raio do cilindro. Como o fluido mantém volume constante, este raio reduzido deve ser compensado por um aumento no comprimento. Por outro lado, à medida em que os músculos longitudinais se contraem, o cilindro torna-se mais grosso e mais curto, enquanto os músculos circulares se alongam. Portanto, estes músculos são antagonistas.

O movimento da minhoca quando rasteja para frente é aproximadamente o seguinte: quando os músculos longitudinais estão contraídos, o corpo fica grosso e curto. A parte externa do corpo apresenta minúsculas cerdas que se prendem ao solo circunjacente, impedindo o movimento do corpo. A contração dos músculos circulares, na parte anterior do corpo, causa afilamento e alongamento do corpo, soltando as cerdas e empurrando a extremidade anterior para a frente. A contração circular percorre todo o corpo como uma onda, seguida por uma onda de contração dos músculos longitudinais. As cerdas novamente se prendem ao solo, e uma nova onda de contração, atrás da extremidade anterior, traciona o restante do corpo da minhoca para a frente. O ciclo é repetido e a minhoca se movimenta para frente à medida que as ondas de contração movem-se em sentido retrógrado (Fig. 10.25).

O corpo da minhoca é compartimentalizado por meio de septos, que auxiliam muito na locomoção, pois tornam as várias regiões do animal relativamente independentes do restante. Muitos vermes como a arenícola (*Arenicola*), por exemplo, são desprovidos desses septos (Seymour, 1971). Uma desvantagem da ausência de septos é que se o verme for ferido e houver perda de fluido corpóreo, ele fica potencialmente incapacitado de movimentar-se. Por outro lado, como é de conhecimento geral, se um verme for seccionado em duas partes, cada uma delas poderá movimentar-se mais ou menos como um verme intacto.

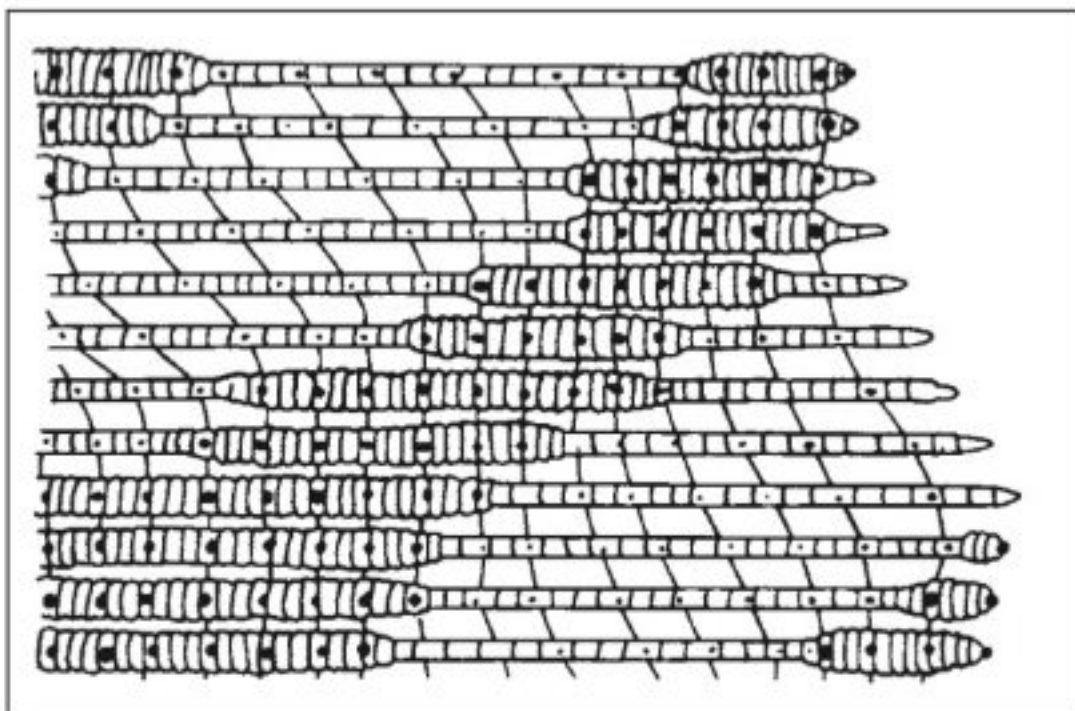
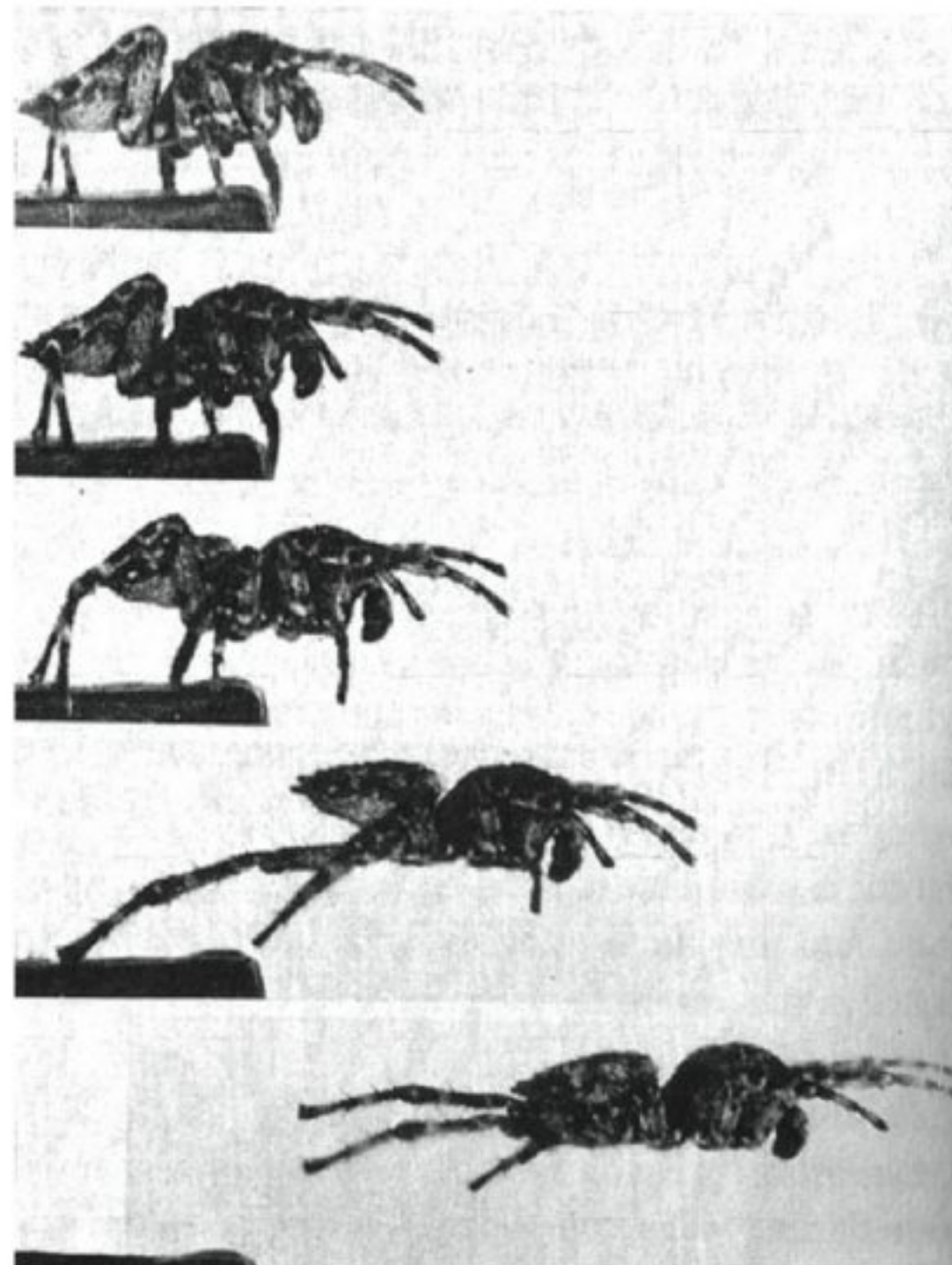


Fig. 10.25 No rastejamento, a minhoca utiliza seus fluidos corpóreos como um esqueleto hidráulico interno. A contração dos músculos circulares empurra a extremidade frontal para frente e é seguida por uma contração nos músculos longitudinais que espessam o corpo. Os segmentos espessados permanecem imóveis, em relação ao solo, enquanto as outras partes movem-se para diante. A trajetória de pontos isolados do corpo da minhoca e seus movimentos relativos a cada um deles estão demonstrados pelas linhas que passam obliquamente, na direção anterior, da esquerda para a direita do diagrama, o qual foi esquematizado a partir de um filme cinematográfico (Gray e Lissman, 1938).

Patas de aranha

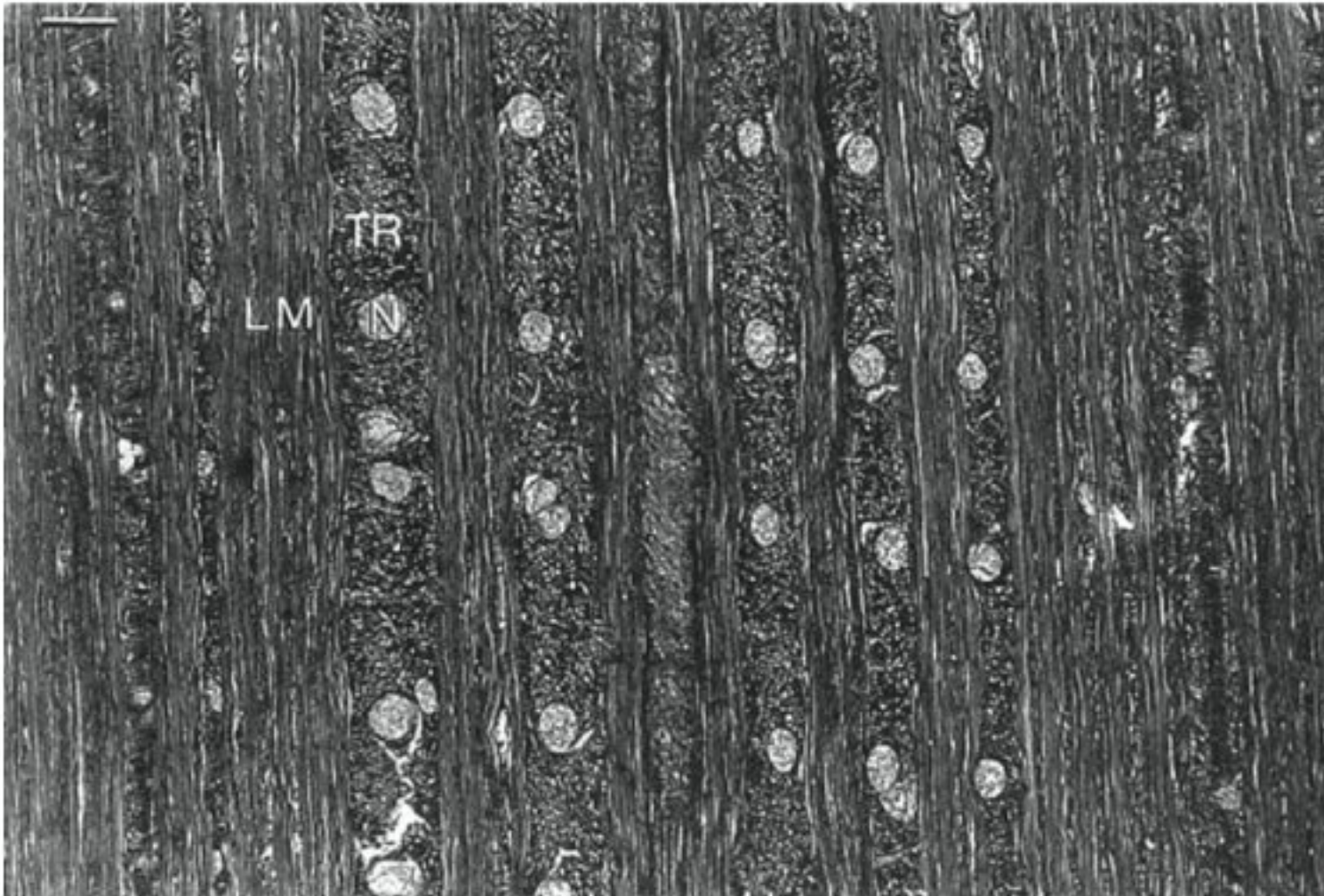
As aranhas não podem estender suas patas com o auxílio dos músculos, pois não possuem músculos extensores. Para flexionar as patas usam músculos, mas como elas são estendidas? Há duas possibilidades: o uso de forças elásticas ou hidráulicas.

As articulações elásticas em dobradiça nas patas poderiam ser usadas se estivessem dispostas de modo a estender as patas sempre quando os músculos flexores relaxassem. Isso seria semelhante à articulação dos bivalves, nas quais as conchas entreabrem-se quando os músculos de fechamento relaxam. Pode-se excluir essa possibilidade pela simples observação de que as articulações de uma pata de aranha isolada permanecem neutras quando submetidas a uma ampla gama de ângulos.



ARANHA SALTADORA A aranha saltadora (*Sitticus pubescens*), à semelhança de outras aranhas, é desprovida de músculos para a extensão das patas. Quando a aranha salta sobre sua presa, ela utiliza o par posterior de patas, que é estendido de modo hidráulico pela pressão sanguínea. (Cortesia de G. A. Parry, Universidade de Cambridge.)

A outra possibilidade, o uso da pressão hidráulica, é o que a aranha faz. Isso pode ser demonstrado de várias formas, a mais simples delas, destacando uma pata e ocluindo a abertura com uma pinça. Isso provoca a elevação da pressão do fluido interno, resultando na extensão da pata. Além disso, há uma relação direta entre a pressão aplicada à pata e seus ângulos articulares. Ademais, se uma aranha for ferida de modo que haja perda de fluido sanguíneo, ela ficará completamente incapaz de estender as patas, que permanecerão flexionadas num padrão desordenado em relação ao resto do corpo. A pressão sanguínea em uma aranha é surpreendentemente alta – acima de 400 mmHg ou cerca de 0,5 atm (ca. 50 kPa). Tais valores diferem muito da pressão sanguínea de outros artrópodos, que



HIDROSTATO MUSCULAR. Secção microscópica de um tentáculo do *Nautilus* (parente da lula e do polvo). A micrografia mostra feixes paralelos de músculos longitudinais (LM). Entre os músculos longitudinais, existem feixes musculares cortados em secção transversal (ST). Note as numerosas secções transversais dos nervos (N) que percorrem o espaço entre os feixes musculares. A barra de escala no canto superior esquerdo é de 100 µm. (Cortesia de William M. Kier, Universidade da Carolina do Norte, em Chapel Hill.)

é geralmente apenas alguns milímetros de mercúrio (Parry e Brown, 1959a).

Algumas aranhas pequenas, conhecidas como aranhas saltadoras, conseguem saltar sobre suas presas a distâncias maiores que 10 cm. Para o salto, fazem uso da extensão súbita de um par de patas. A pressão hidráulica pode ser usada pelas aranhas para esse movimento muito rápido?

O salto propriamente dito é todo produzido pela extensão do último (quarto) par de patas. O torque necessário para o salto pode ser estimado a partir da distância alcançada e as forças hidráulicas requeridas, que são difíceis de serem medidas diretamente na aranha saltadora (ela pesa apenas em torno de 10 mg), caem dentro do intervalo de pressões sanguíneas comumente medidas em aranhas (Parry e Brown, 1959b).

Fotografias de alta velocidade das aranhas saltadoras dão suporte ao conceito de que a pressão sanguínea está envolvida, pois, no momento do salto, as espículas das patas ficam eretas, exatamente como o fazem quando há um aumento na pressão do fluido no interior da pata. Entretanto, o mecanismo preciso não é completamente entendido.

Línguas, tentáculos e trombas de elefante

Existe um outro tipo de esqueleto hidráulico, que não tem nenhuma câmara aparente preenchida por fluido.

Tais estruturas são preenchidas quase que completamente por músculos e o fluido intracelular destes age como um fluido hidráulico. Estes músculos são pressurizados pela ação de outros, ou então restritos pelo encurtamento dos demais músculos, agindo como elementos esqueléticos, que são chamados de *hidrostatos musculares* (Smith e Kier, 1989).

Como ocorre na parede do corpo da minhoca, os músculos dos tentáculos da lula são dispostos em feixes discretos. No entanto, os feixes dos tentáculos da lula correm em muitas direções. Os músculos longitudinais e circulares funcionam do mesmo modo que na minhoca – os longitudinais encurtam e alargam os tentáculos, enquanto que os circulares os alongam e afinam. Os músculos oblíquos fazem os tentáculos girar.

Os movimentos produzidos por essas estruturas podem ser consideravelmente complexos, desde os movimentos minuciosos da língua humana durante a fala até os carinhos da tromba de uma elefanta em seu filhote. A força desses apêndices é significativa, pois sabemos que o elefante pode erguer árvores grandes com a sua tromba.

Os hidrostatos musculares são mais comuns nos organismos aquáticos, onde a densidade do corpo não é muito superior à do fluido que o cerca. Eles são menos comuns nos organismos terrestres, porque a contração

muscular deve ser mantida para suportar a estrutura, o que demanda um gasto de energia. A língua é uma exceção, mas em geral ela é suportada pelo assoalho da boca quando não está em uso. A tromba do elefante é outra exceção interessante, mas, quando em repouso, ela fica dependurada.

Tecido conjuntivo *catch*

Os tecidos conjuntivo de um esqueleto, como os ligamentos e tendões, apresentam propriedades passivas e geralmente não sofrem alterações sob condições fisiológicas normais. Os equinodermas, no entanto, exibem um tecido conjuntivo colagenoso exclusivo, com rigidez variável e controlado pelo sistema nervoso. Normalmente, este tecido é deformado de modo mais fácil, mas quando o animal é perturbado ele torna-se muito rígido. O resultado é que as articulações entre os elementos esqueléticos tornam-se quase imóveis. Por meio de uma analogia com os músculos *catch* dos moluscos, este tecido dos equinodermas foi denominado *tecido conjuntivo catch* (Motokawa, 1984).

O tecido conjuntivo *catch*, assim como o músculo *catch*, permite que o animal continue exercendo força sem gastar energia. Por exemplo, muitos ouriços do mar possuem espinhos longos e agudos, usados para auto-defesa. Estes espinhos são compostos por carbonato de cálcio e por isso são muito rígidos. Eles encontram-se inseridos no corpo do animal, em sua base, através de uma articulação esferoidal. Os músculos estendem-se sobre a articulação e a contração de diferentes músculos faz com que os espinhos sofram uma rotação sobre o soquete. O ligamento do tecido conjuntivo *catch* também se estende sobre a articulação, permitindo que o ouriço “trave” o seu espinho em uma determinada posição (Fig. 10.26). Quando alguma coisa toca o ouriço, ele aponta os seus espinhos na direção do objeto ofensivo e os trava nesta posição, enrijecendo os ligamentos do tecido conjuntivo *catch*. Os espinhos permanecem posicionados de modo rígido, e assim o ouriço não precisa usar a contração muscular para mantê-los nessa posição.

LOCOMOÇÃO: BIOMECÂNICA

Os músculos esqueléticos são usados principalmente para prover energia mecânica para que os animais se mo-

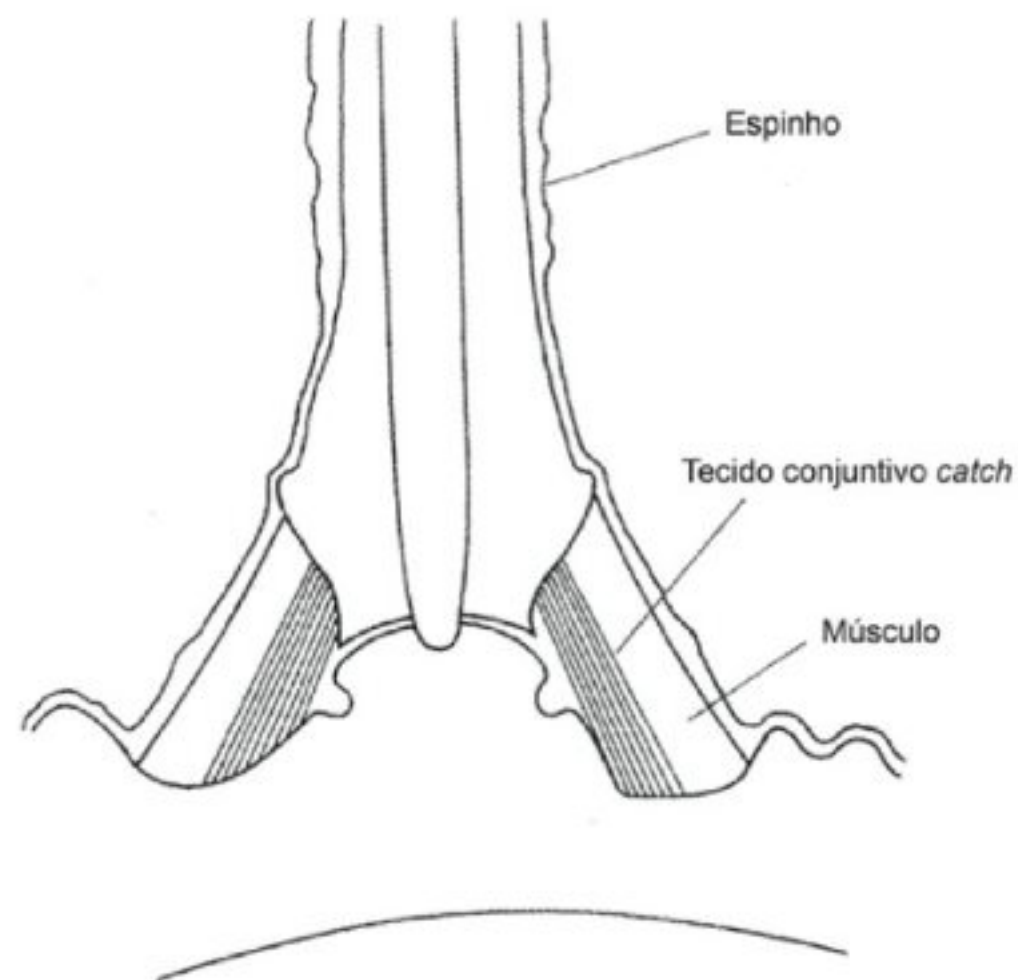


Fig. 10.26 O tecido conjuntivo *catch*, localizado na base dos espinhos do ouriço do mar, serve para manter o espinho em uma posição rígida sem o uso adicional de energia.

vimentem. Os animais conseguem andar, correr, saltar, voar e nadar. Com exceção da locomoção amebóide, ciliar e flagelar e de mais alguns meios incomuns de movimentação, os músculos são universalmente utilizados na locomoção animal. No capítulo 5, foram discutidas as demandas energéticas para a movimentação; nas páginas seguintes, serão considerados alguns dos aspectos mecânicos desses problemas.

O que acontece com a energia usada na locomoção? Considere um guepardo correndo pela savana. Quando ele pára, o seu corpo assume a mesma posição em que estava antes de correr, e a menos que ele tenha descido ou subido uma ladeira, o seu corpo apresentará a mesma energia gravitacional potencial que antes. A savana é praticamente inalterada. A energia química potencial do ATP não foi convertida em nenhuma outra forma de energia, a não ser em calor. Portanto, quando o animal se move, todo o trabalho executado pelos seus músculos é em última análise convertido em calor.

O trabalho exercido pelos músculos pode ser separado em dois tipos – o trabalho realizado junto ao ambiente e junto ao corpo do animal. O primeiro inclui o esforço

exigido para mover o ar ou a água, ou para deformar o substrato sólido. Este tipo de trabalho é em última análise convertido em calor, porque as movimentações do fluido e a deformação do substrato dissipam calor. O trabalho junto ao corpo do animal também é degradado em calor. Por exemplo, enquanto você anda, a cada passo as suas pernas retornam à posição original e todas as alterações na energia potencial gravitacional ou cinética das suas pernas são transitórias. Os músculos alongam e encurtam, as articulações dobram, os tendões e a pele esticam e todas estas deformações provavelmente dissipam calor.

Corrida

Um animal, durante uma corrida, precisa superar a resistência do ar, que pode ser calculada a partir de modelagens da dinâmica dos fluidos ou de medidas do aumento do consumo de oxigênio durante a corrida contra o vento a velocidades crescentes. Em seres humanos, o custo energético da superação da resistência do ar em pistas de corrida, a uma velocidade de meia distância, pode alcançar 7,5% do custo energético total. Pode-se esperar que a resistência do ar aumente aproximadamente com o quadrado da velocidade, e a uma velocidade de arranque, o custo pode ser 13% do custo energético total da corrida. A corrida a baixas velocidades, ou a caminhada, implicam em uma resistência do ar desprezível. Verificou-se que correr a 1 m atrás de outro corredor praticamente elimina a resistência do ar (Pugh, 1971). Para outros mamíferos, exceto aqueles que correm a velocidades extremamente altas, a resistência do ar é de importância secundária para o custo energético total usado na locomoção.

A deformação e o atrito contra o substrato são geralmente insignificantes. O chão é pouco deformado (mas a maioria de nós sabe que andar sobre a areia fofa é algo totalmente diferente), e o calor produzido pelo atrito entre o pé e o chão é pequeno.

O trabalho junto ao ambiente, portanto, representa uma fração pequena do trabalho total, e devemos concluir que a maior parte da energia utilizada na corrida é usada para executar o trabalho junto ao corpo. O trabalho exigido para aumentar os movimentos respiratórios e a atividade de bombeamento do coração pode ser considerado um trabalho realizado junto ao organismo, mas ele é consideravelmente pequeno quando comparado

com o trabalho exigido para os movimentos mecânicos do corpo.

Esse trabalho pode ser dividido em dois componentes principais. Primeiro, à medida que o animal corre, seu centro de massa sobe e desce a cada passo. Trabalho é realizado para levantar o centro de massa, aumentando a energia gravitacional potencial, e perdida à medida que o centro de massa é abaixado. Em segundo lugar, os membros são constantemente acelerados e em seguida desacelerados a cada passo. Trabalho é necessário para acelerar o membro, aumentando sua energia cinética, e trabalho é necessário para desacelerá-lo, reduzindo sua energia cinética.

A maior parte da energia gasta durante a locomoção é direcionada para esses dois componentes do trabalho. Uma estratégia para reduzi-lo e conservar energia durante a locomoção é o *armazenamento elástico*, que será discutido adiante.

O atrito contra um substrato firme é da mesma maneira desprezível (a maioria de nós sabe por experiência própria que a caminhada em areia fofa é um problema completamente diferente). Assim, o trabalho realizado junto ao meio (resistência do ar mais o atrito contra o solo) é uma pequena fração da potência total e como resultado, deve-se concluir que a maior parte da energia utilizada na corrida é dissipada internamente como calor. (Foi mencionado no capítulo 5 que a situação é diferente para uma ave voadora, na qual, talvez, 25% da potência mecânica é utilizada no trabalho realizado junto ao meio.)

Corrida ladeira acima

Potência adicional é necessária para a corrida ladeira acima. Um corpo que se move para cima adquire energia potencial, o produto de seu peso pela distância vertical sobre a qual se desloca. Portanto, pode-se prever que a energia necessária para deslocar uma unidade de peso corpóreo por unidade de distância vertical deve ser a mesma para animais de tamanhos corpóreos bastante diferentes.

Para erguer 1 kg de peso corpóreo 1 m na direção vertical, ocorre um acréscimo na energia potencial de 1 kgf m (que equivale a 9,8 J, ou 2,34 cal, e corresponde a um consumo de oxigênio de 0,49 ml). Se a eficiência dos músculos de animais grandes e pequenos for semelhante, p. ex., 20%, eles usariam cinco vezes essa quantidade.

Essa similaridade esperada no custo metabólico relativo do deslocamento vertical foi amplamente documentada por muitos pesquisadores para animais de tamanhos variados, de camundongos a cavalos.

Essa semelhança no custo do deslocamento vertical tem uma consequência interessante: deve ser muito mais fácil para um animal pequeno deslocar-se em direção ascendente que para um animal grande. Por quê?

A resposta é simples. A taxa metabólica específica normal de um camundongo de 30 g é aproximadamente 15 vezes maior que a de um cavalo de 1.000 kg. Como o componente vertical do deslocamento de uma unidade de peso corpóreo é idêntico para ambos os animais, o aumento relativo da taxa metabólica devido a esse componente vertical deve ser apenas a décima quinta parte no camundongo quando comparado ao cavalo.

Essa conclusão surpreendente foi testada de forma experimental. Camundongos foram treinados a correr sobre uma esteira rolante a uma inclinação de 15°, que realmente é uma ladeira bastante íngreme. Os resultados não revelaram diferença estatística significativa no consumo de oxigênio dos camundongos que corriam ladeira acima, no plano horizontal e ladeira abaixo. Para os chimpanzés (peso corpóreo de 17,5 kg), o consumo de oxigênio quase dobrou ladeira acima em relação à corrida no plano horizontal (Fig. 10.27).

Taylor concluiu que o deslocamento vertical a 2 km por hora requer um acréscimo no consumo de oxigênio de 23% para um camundongo (dificilmente perceptível), de 189% para um chimpanzé (quase o dobro) e 630% para um cavalo (trabalho pesado). Isso explica a facilidade com que um esquilo se movimenta para cima e para baixo em um tronco de árvore, aparentemente sem esforço. Para um animal de tamanho pequeno como esse, faz pouca diferença se ele corre para cima ou para baixo.

Energia economizada pela elasticidade

Uma bola de tênis deixada cair sobre uma superfície dura pulará repetidas vezes. Quando a bola se choca com a superfície, ela é desacelerada à medida que as suas paredes sofrem uma deformação; portanto, a sua energia cinética é convertida em energia potencial ou *energia elástica de deformação*. No final da sua trajetória, a bola pára (energia cinética igual a zero) e apresenta deformação máxima (energia elástica máxima de deformação). Agora, a bola retorna ao seu formato de

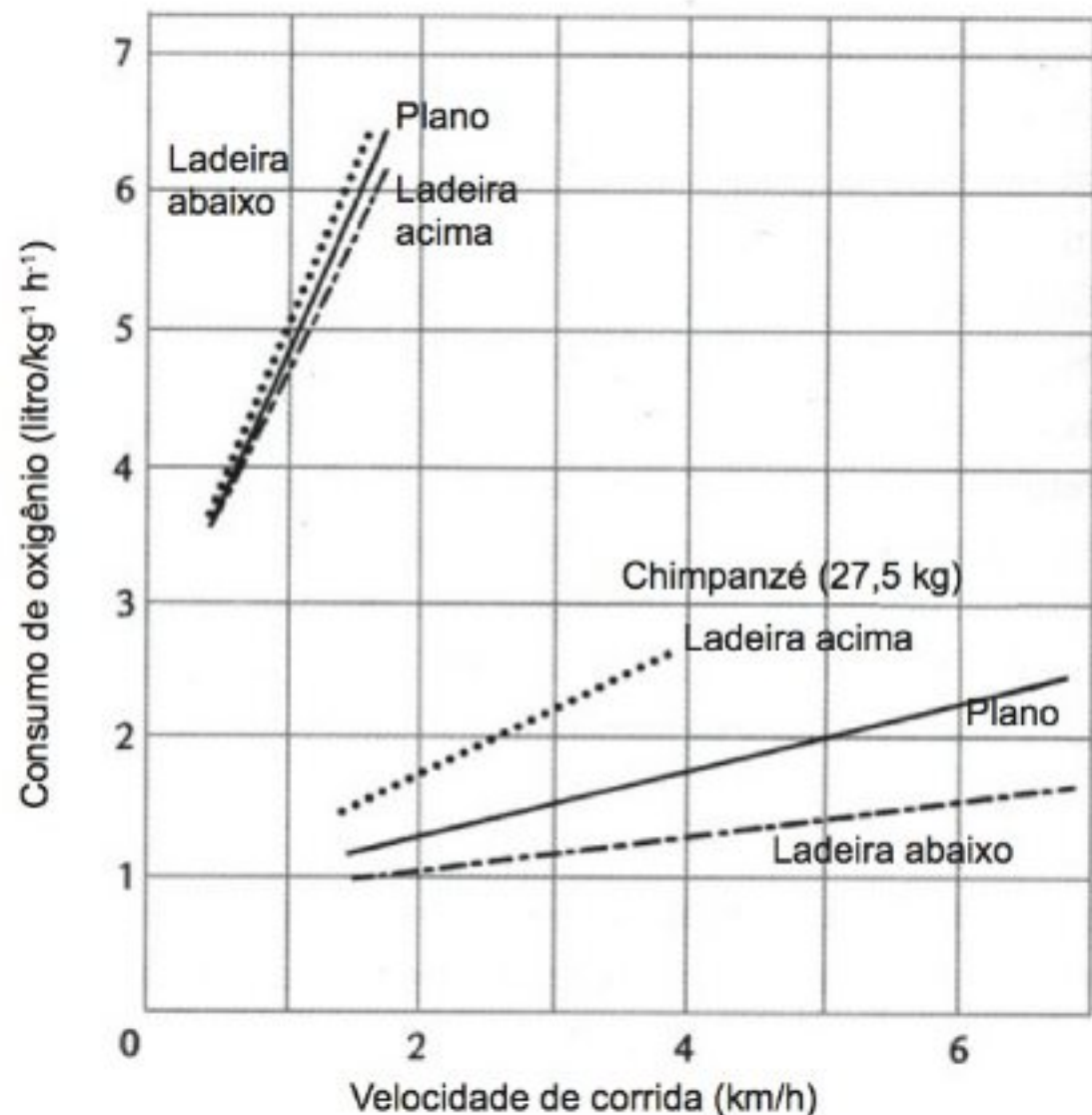


Fig. 10.27 A corrida ladeira acima a 15° de inclinação causa um aumento insignificante no consumo de oxigênio de um animal pequeno, como um camundongo de 30 g. Para animais maiores, neste caso o chimpanzé, a corrida ladeira acima aumenta muito o consumo de oxigênio. De forma similar, a corrida ladeira abaixo faz pouca diferença para o camundongo, mas torna o deslocamento muito menos custoso para o chimpanzé (Taylor e col., 1972).

repouso, acelerando si própria para cima e restaurando sua energia cinética. Este processo de conversão de energia cinética em energia elástica de deformação e de volta em energia cinética é denominado *armazenamento de energia elástica*. Enquanto a bola ricocheteia, a altura de cada ricochete diminui, porque a energia é gradualmente perdida devido ao atrito com o ar, bem como com o atrito durante a deformação elástica da bola. Entretanto, uma pequena quantidade de energia, o suficiente para superar as perdas devidas ao atrito, consegue manter a bola pulando.

Será que isso guarda alguma semelhança com a locomoção animal? Foi visto que grande parte da energia é destinada à aceleração e desaceleração dos membros e na movimentação do centro de massa no campo gravitacional. Se elementos elásticos pudessem atuar como molas e absorver parte da energia cinética, uma grande quantidade de energia poderia ser economizada.

A resposta é positiva – muitos animais usam o armazenamento de energia elástica para reduzir o custo

da locomoção; uma grande variedade de estruturas é usada para armazenar energia, dependendo do animal e do movimento. Uns dos principais elementos elásticos da locomoção dos vertebrados são os músculos e tendões que atuam na desaceleração do corpo ou de algumas partes dele. À primeira vista, pode parecer surpreendente que músculos possam ser considerados como componentes elásticos, pois a principal função deles é contrair e exercer força. Entretanto, considere um homem correndo e o momento em que seu pé toca o solo; se os músculos da perna estivessem flácidos e vacilantes, o indivíduo desabaria. É claro que os músculos necessitam resistir ao estiramento e, por conseguinte, estar contraídos.

Como a bola de tênis, o corpo tem energia cinética enquanto o pé toca o chão, e a perna e o corpo são desacelerados. Isto exige que uma força seja aplicada contra o corpo – a força de reação do solo, enquanto o pé o empurra. Esta força é transmitida pelo músculo e o tendão, que se estiram em razão da carga (ver Fig. 10.28). Esta força, multiplicada pela distância do estiramento, é igual ao trabalho exercido pelo tendão e armazenado como energia elástica de deformação. Quando o corpo e a perna são acelerados para o próximo passo, o músculo e o tendão retornam ao seu comprimento original, executando trabalho junto ao corpo; assim, a energia elástica de deformação retorna como energia cinética.

A importância do armazenamento da energia elástica foi demonstrada por um grupo de pesquisadores italianos de Milão, entre os quais Rodolfo Margaria e Giovanni Cavagna, e seus resultados são muito úteis para a compreensão da energética da locomoção. Esses pesquisadores mediram o trabalho mecânico executado durante um único passo, na locomoção humana e de outros animais, com a ajuda de uma *plataforma de força*, um instrumento que, em princípio, é bastante simples. Uma plataforma sólida de massa conhecida é suspensa por molas calibradas de tal sorte que a força exigida para uma deformação observada seja conhecida. Enquanto o sujeito experimental corre sobre a plataforma, transdutores de deslocamento medem os movimentos da plataforma em três dimensões, permitindo o cálculo das forças aplicadas à plataforma durante todo o tempo que um pé atinge ou está em contato com a plataforma de força. A partir da massa da plataforma e do deslocamento, é possível fazer o cômputo do trabalho mecânico total necessário para um único passo. Verifica-se que o trabalho realizado por quilômetro é independente da velocidade, o

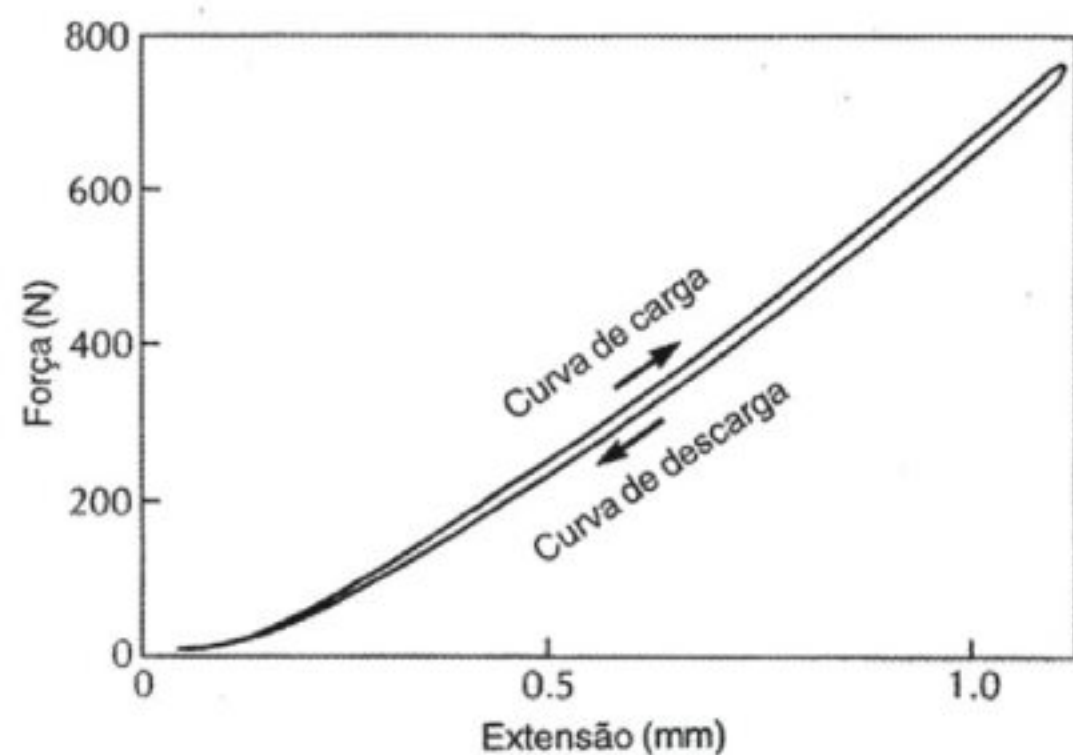


Fig. 10.28 Armazenamento de energia elástica no tendão gastrocnêmio do marsupial wallaby (*Macropus rufogriseus*). O tendão é alongado por um aparelho que mede a força e a alteração no comprimento, resultando em um gráfico da força versus a alteração do comprimento. Existem duas curvas. A *curva de carga* mostra a relação força/comprimento enquanto o tendão é alongado, ao passo que a de *descarga* é quando o tendão retorna ao seu comprimento de repouso. A área sob a curva é o trabalho realizado junto o tendão (curva de carga) ou pelo tendão (curva de descarga). A diferença entre as áreas abaixo destas curvas representa a perda da energia para o atrito, dentro do tendão. Este tendão perde apenas 7% da energia aplicada em decorrência do alongamento (Ker e col., 1986).

trabalho mecânico total para um indivíduo correndo é de 0,40 a 0,50 kcal kg⁻¹ km⁻¹ (Cavagna e col., 1964).

A medida simultânea do consumo de oxigênio fornece a quantidade de energia metabólica utilizada por um indivíduo. O cálculo da eficiência (a razão entre a potência mecânica e a quantidade de energia consumida) fornece uma eficiência aparente em torno de 50%. Esse valor parece excessivo, pois todas as evidências disponíveis revelam que a eficiência mecânica dos músculos na transformação de energia química em trabalho externo não pode exceder a 25%. Essa discrepância, entretanto, poderia desaparecer se metade do trabalho mecânico registrado pela plataforma de força fosse obtido a partir da energia cinética armazenada, recuperada pelo recolhimento elástico dos músculos distendidos da perna e tendões. A conclusão de que o armazenamento elástico é importante na locomoção humana e animal foi amplamente confirmada por investigações posteriores.

Qualquer um pode facilmente estar convencido de que o recolhimento elástico é importante para a economia de energia. Quando se flexiona os joelhos, a partir

de uma posição ereta, é muito mais fácil erguer o corpo se as pernas forem imediatamente esticadas do que se houver um retardo de um segundo ou mais na posição abaixada, antes de retornar à posição ereta. Durante o movimento de flexão dos joelhos, os músculos extensores são mantidos tensos, controlando o movimento para baixo. Se forem outra vez encurtados imediatamente, haverá auxílio do recolhimento elástico, porém, se a tensão nos músculos diminuir antes de o corpo ser erguido, não haverá ricochete elástico. É real a diferença aparente no esforço?

Um modo objetivo de descobrir é medir o consumo de oxigênio. Quando se realiza o exercício de flexão de joelhos sobre uma plataforma de força, o trabalho mecânico realizado no estiramento pode ser medido com precisão, assegurando que não haja diferença nos dois exercícios. Dificilmente se esperaria uma diferença, porque o indivíduo ergue a mesma massa (seu corpo) à mesma altura cada vez que ocorre a extensão e as medidas confirmam essa conclusão.

Em uma série de experimentos, os indivíduos realizaram exatamente 20 flexões de joelho por minuto; em um caso a extensão foi feita imediatamente após a flexão, e em outro, foi realizada após um intervalo de 1,5 segundos na posição de agachamento; o número total de flexões de joelho por minuto foi o mesmo. Os resultados confirmam a impressão subjetiva (Tab. 10.4) e, quando o exercício foi realizado com o aproveitamento do recolhimento elástico, o consumo de oxigênio diminuiu 22%. O trabalho mecânico realizado foi medido com a plataforma de força e, portanto, foi possível calcular a sua eficiência, que aumentou em surpreendentes 37%.

Um exercício semelhante é ficar em pé sobre a ponta dos dedos com os joelhos retesados e realizar pequenos saltos repetidos com os dois pés. Nesse exercício, a energia elástica é armazenada nos músculos contraídos da panturrilha e nos tendões de Aquiles, que se encontram forçosamente distendidos. Dessa maneira, apenas parte do trabalho positivo feito para erguer o corpo é derivada de processos químicos que liberam energia nos músculos; o restante é proveniente da energia elástica armazenada nos músculos contraídos, responsáveis por 60% do total, com apenas 40% provenientes de processos metabólicos (Thys e col., 1975).

Uma abordagem distinta foi usada no estudo do desempenho de animais. Um cão pastor alemão treinado

Tabela 10.4 Consumo de oxigênio e eficiência mecânica na flexão de joelhos. Em um dos casos, o indivíduo fez uma pausa curta na posição de agachamento; no outro, tirou-se proveito do ricochete elástico, endireitando o corpo imediatamente (Thys e col., 1972).

	Consumo de oxigênio (litros O ₂ min ⁻¹)	Eficiência
Sem ricochetes	1,89	0,19
Ricochete	1,49	0,26
Diferença (%)	-22%	+37%

realizou um único salto enquanto corria, ou um salto de longo alcance, transpondo cerca de 3 m sobre uma série de barreiras. Nesses experimentos uma plataforma de força foi colocada no ponto de partida para os saltos, fornecendo informações acerca da direção e forças durante o salto. Os músculos em questão são o gastrocnêmio e plantar combinados, os únicos músculos que exercem força sobre o tornozelo (Fig. 10.29). Esses músculos precisam exercer uma força durante todo o período de contato das patas traseiras com o solo e a partir da força exercida sobre a plataforma e do momento angular do osso junto à articulação do tornozelo, pode-se calcular a força total exercida pelos dois músculos.

A variação da força durante a aterragem e no ponto de partida para os saltos é exibida na figura 10.30. Nesse gráfico, a força exercida pela combinação do gastrocnêmio e plantar é plotada em função da modificação no comprimento dos músculos, calculado a partir de filmes tirados do salto. Os números no gráfico correspondem aos quadros do filme, iniciando no instante após as patas traseiras terem tocado na plataforma. Os quadros seguintes mostram o aumento na força à medida que os músculos são distendidos (15 e 16) e encurtados novamente (17 a 20). A força é nula quando as patas traseiras deixam a plataforma (20).

O registro é extremamente interessante. Durante a extensão dos músculos, trabalho é realizado e definido como a força x distância. Durante a fase inicial do salto, esse trabalho é restituído e, por seguir exatamente a mesma trajetória, o trabalho (força x distância) durante o recolhimento deve ser exatamente o mesmo que aquele realizado durante o estiramento. Portanto, os músculos gastrocnêmio e plantar, juntamente com seus tendões,

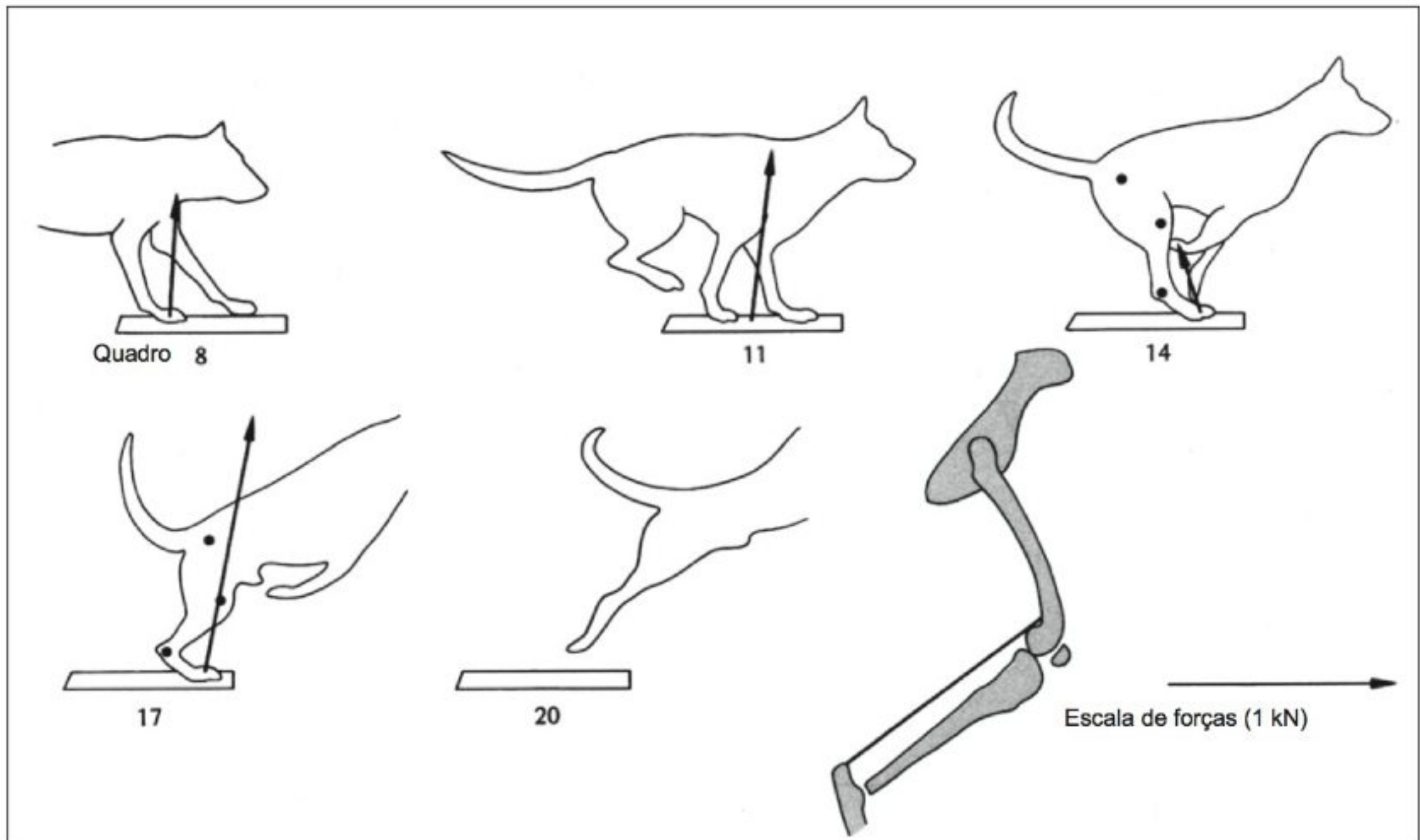


Fig. 10.29 Traçados esquemáticos de um cão ao realizar um salto de longa distância, partindo de uma plataforma de força. Os números correspondem a quadros de filme, tirados a uma velocidade de 56 quadros por segundo. A seta sobreposta em cada desenho representa a direção e magnitude da força resultante no quadro em questão. Os pontos indicam as articulações usadas para o cálculo das forças. À direita, um esboço do esqueleto do membro traseiro no momento da partida para o salto, mostrando a localização dos músculos gastrocnêmio e plantar (Alexander, 1974).

comportam-se como corpos elásticos passivos. A partir do grau de estiramento dos tendões e de suas propriedades elásticas (a força é conhecida a partir dos registros), pode-se calcular que a maior parte da energia elástica provavelmente é armazenada nos tendões.

Se esses músculos não realizam trabalho, o que faz com que o cachorro supere as barreiras? Apenas uma parte é devida à energia cinética acumulada durante a corrida e recuperada elasticamente. Os extensores do quadril encurtam-se e realizam o trabalho durante o período de contato das patas traseiras com o solo. A massa desses músculos é considerável e contribui com a principal parte do trabalho realizado durante o longo salto (Alexander, 1974).

Os cangurus saltam mais que a maioria dos animais e o que pode ser aprendido a partir desse fato? Quando os cangurus movimentam-se lentamente com o uso

das quatro patas e da cauda, o consumo de oxigênio aumenta vertiginosamente com o aumento da velocidade (Fig. 10.31). Entretanto, a velocidades mais altas, quando saltam apenas com as patas traseiras, não há aumento adicional na taxa de consumo de oxigênio à medida que a velocidade aumenta de 8 para 22 km por hora, quase um acréscimo de três vezes (Dawson e Taylor, 1973).

No contexto da discussão sobre elasticidade, é interessante examinar a frequência dos saltos do canguru. O número de saltos por minuto não se altera muito, apesar do aumento de três vezes na velocidade; o aumento na velocidade é quase que inteiramente resultante de um acréscimo na distância de cada salto.

O que isso significa? Se a duração de um único salto não se prolongar, a altura vertical do salto deverá permanecer inalterada, e apenas a distância será aumentada.

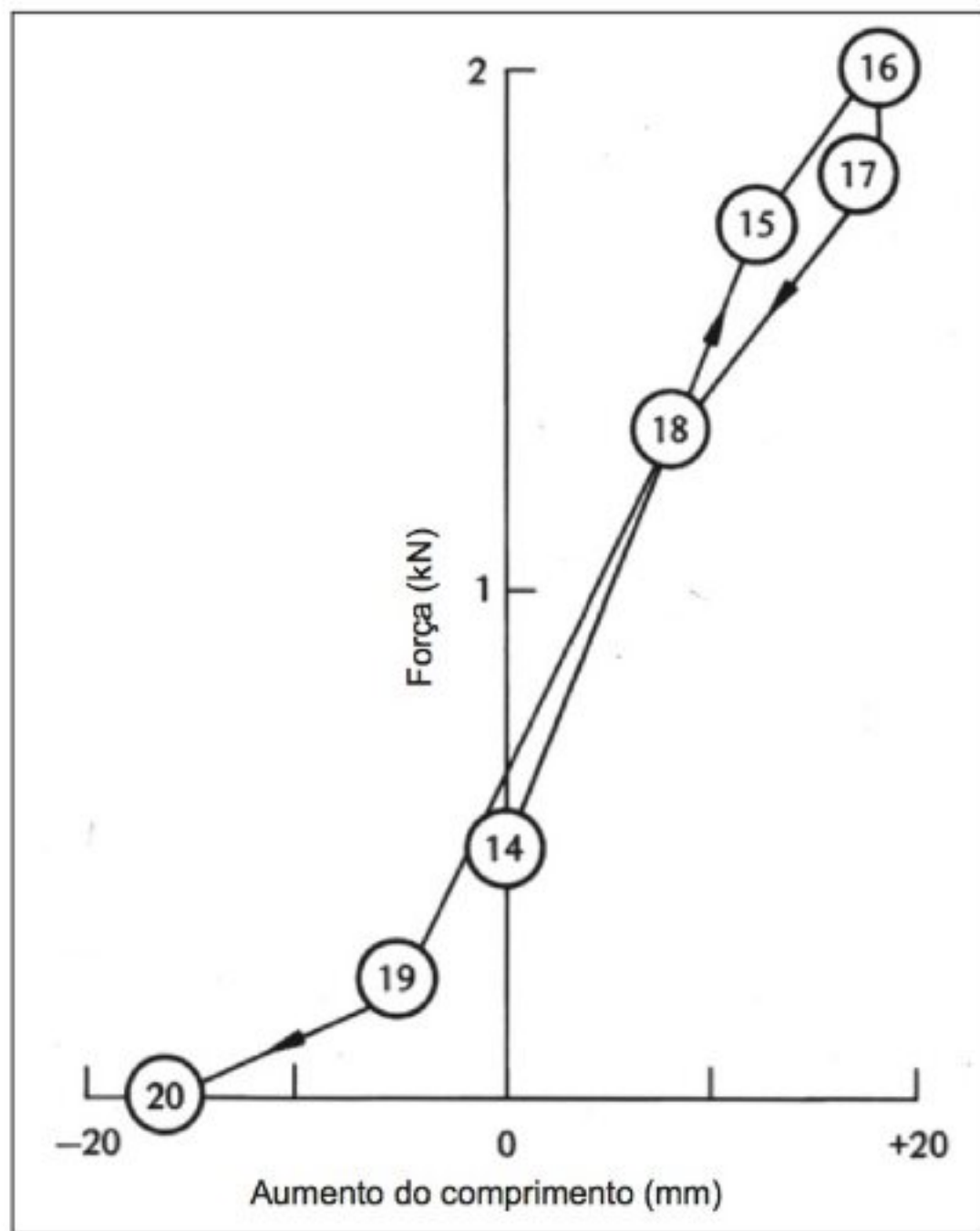


Fig. 10.30 Força exercida pela combinação dos músculos gastrocnêmio e plantar durante o salto de um cachorro de 35 kg, plotada em um gráfico em relação ao comprimento do músculo. Os números correspondem a quadros de filme, como na figura 10.29. Uma força de 1 kN equivale a 102 kgf; assim a força máxima de cerca de 2 kN (quadro 16) equivale em torno de 200 kgf (Alexander, 1974).

Isto é, não há necessidade de força vertical e apenas o vetor ascendente da força é aumentado para prolongar o salto. O salto mais longo significa um aumento na energia cinética do canguru quando toca o solo e se a principal fração dessa energia cinética puder ser absorvida pelos elementos elásticos, tal condição proporcionará uma grande economia na energia necessária para a velocidade maior.

Medidas obtidas a partir das plataformas de força e cálculos das forças no longo tendão de Aquiles de um canguru, sugerem que a economia devida ao armazenamento elástico no tendão corresponde a 40% do trabalho positivo que os músculos da perna necessitam realizar durante o contato das patas traseiras com o solo (Alexander e Vernon, 1975).

Mais sobre saltos

As pulgas e os gafanhotos podem saltar talvez 50 vezes o comprimento de seus corpos, o que suscitou a diversão popular de calcular a distância atingida por um salto humano, caso o homem conseguisse saltar na mesma proporção. Na América do Norte, o homem saltaria até o topo do edifício Empire State e na França, da torre Eiffel. Ao invés disso, essa questão será analisada de modo realista.

Suponha que um gafanhoto pese 1 g e que possa saltar 50 cm, ambos os valores bastante realistas. Imagine um animal maior, de constituição isométrica com todas as dimensões lineares 10 vezes maiores. Qual o efeito da escala sobre a altura esperada para o salto? O animal grande terá uma massa 1.000 vezes maior que a do animal pequeno, mas a seção transversal dos seus músculos de salto (que determina a força que um músculo pode exercer) será apenas 100 vezes maior. Portanto, relativamente à sua massa maior, o animal grande tem apenas um décimo da força existente para acelerar o corpo.

Visto que a aceleração equivale à força/massa, a aceleração durante o início do salto é também um décimo da do animal pequeno. Entretanto, como todas as dimensões são 10 vezes maiores, a aceleração se mantém ao longo da distância de partida que é 10 vezes maior que aquela do animal pequeno. O resultado, portanto, é que a velocidade de partida é a mesma para ambos os animais.

Após a partida, ambos os animais tornam-se mais lentos por causa do efeito da força de gravidade. Como a energia cinética de partida e a ação retardadora da força de gravidade são proporcionais à massa corpórea, a desaceleração devida à gravidade permite que os dois animais atinjam alturas iguais (nesse caso, desprezou-se a perda adicional de velocidade causada pela resistência do ar, que para um animal muito pequeno, como a pulga, torna-se importante).

Pode-se concluir que se os músculos de animais pequenos e grandes exercem a mesma força por área de seção transversal, um animal pequeno e um grande de constituição isométrica devem ser capazes de saltar exatamente à mesma altura.

Considere o desempenho real do salto de diversos animais (Tab. 10.5) (deve-se considerar apenas os saltos parados, pois um salto em movimento utiliza a ener-

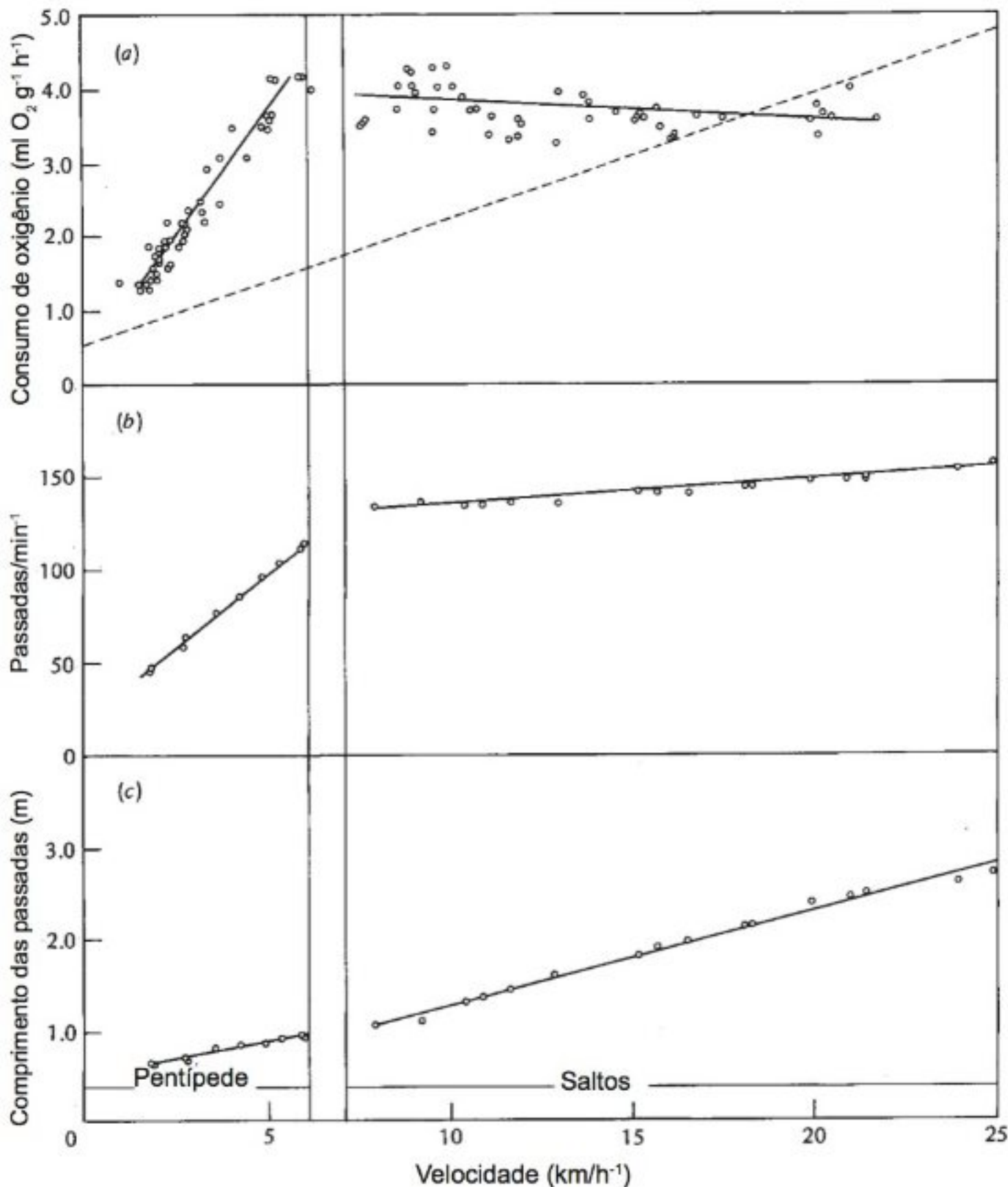


Fig. 10.31 Registros obtidos a partir de dois cangurus (18 e 28 kg) movendo-se sobre uma esteira: (a) consumo de oxigênio, (b) frequência das passadas, (c) comprimento da passada. À esquerda de cada gráfico está indicado o movimento sobre as quatro patas e o sustentado pela cauda (movimento "pentípede"); à direita estão indicados os saltos com as vigorosas patas traseiras e com a cauda pesada usada como um dispositivo de equilíbrio. A linha pontilhada em (a) representa o consumo de oxigênio durante a corrida de um mamífero quadrúpede pesando 18 kg (Dawson e Taylor, 1973).

gia cinética do animal para aumentar a altura do salto. Portanto, será desconsiderado o recorde mundial para o salto em altura para o homem ou um cavalo enquanto corre, que estão em torno de 2 m). Em um salto parado, um homem consegue transpor cerca de 1,6 m. Seu centro de massa, entretanto, não é erguido ao longo dessa distância, mas sim a uma distância mais curta, pois não está no nível do solo quando salta, mas a cerca de 1 m (ver observação na tabela 10.5). Portanto, homem e gafanhoto erguem seus centros de massa aproximadamente na mesma proporção, embora a diferença na massa corpórea esteja entre 10.000 e 100.000 vezes.

Naturalmente, os animais não são realmente isométricos. No entanto, é surpreendente quão semelhantes são os registros de saltos para uma variedade de animais. É uma questão de física simples que o homem e outros

mamíferos não saltam na mesma proporção que os comprimentos de seus corpos. Tais saltos são, na realidade, impossíveis.

A conclusão de que animais semelhantes, independentemente de seus tamanhos corpóreos, devam ser capazes de saltar a uma altura igual, pode também ser dita da seguinte forma. Suponha que os músculos do salto perfaçam a mesma fração da massa corpórea. A força muscular é proporcional à área de secção transversal e o encurtamento é proporcional ao comprimento inicial do músculo. A secção transversal vezes o comprimento resulta no volume muscular e o trabalho realizado numa única contração é o produto da força pela distância. O trabalho é, portanto, proporcional à massa muscular e, por sua vez, à massa corpórea. Como um salto requer apenas uma única contração dos músculos apropriados,

Tabela 10.5 Desempenho mecânico de quatro animais em saltos parados. A altura dos saltos são da mesma ordem de magnitude, embora as massas corpóreas difiram em um fator de mais de 100 milhões. (A pulga é tão pequena que a resistência do ar é significativa e para atingir a altura indicada, deve ter realmente uma aceleração inicial maior que a calculada, estimada a 320 g.)

	Pulga (<i>Pulex</i>) ^a	Coleóptero (<i>Athous</i>) ^b	Gafanhoto (<i>Schistocerca</i>) ^c	Homem (<i>Homo</i>) ^d
Massa corpórea, <i>m</i>	0,49 mg	40 mg	3 g	70 kg
Altura do salto, <i>h</i>	20 cm	30 cm	59 cm	60 cm
Distância de aceleração, <i>s</i>	0,075 cm	0,077 cm	4 cm	40 cm
Velocidade de partida, $v = \sqrt{h \cdot 2g}$	190 cm s ⁻¹	240 cm s ⁻¹	340 cm s ⁻¹	343 cm s ⁻¹
Tempo de aceleração, $t = 2s/v$ (tempo de partida)	0,00079 s	0,00064 s	0,00235 s	0,233 s
Aceleração, $a = v/t$	241.000 cm s ⁻²	374.000 cm s ⁻²	14.500 cm s ⁻²	1471 cm s ⁻²
Aceleração relativa à aceleração gravitacional (<i>g</i>)	245 g	382 g	15 g	1,5 g

^aBennet-Clark e Lucey (1967). ^bEvans (1972, 1973). ^cHoyle (1955), Alexander (1968).
^dEstimativa baseada no centro de massa, rebaixado a 60 cm acima do solo no início do salto, acelerado acima de 40 a 100 cm na partida e elevado a 160 cm. O recorde mundial para o salto parado é em torno de 165 cm acima do solo.

o trabalho realizado durante a partida para o salto e o utilizado para a aceleração é o mesmo em relação à massa corpórea. A conclusão é que animais de constituição isométrica, mas massas diferentes, devem saltar a uma mesma altura, contanto que seus músculos contraíam com a mesma força.

O galago. Como é possível, então, para alguns animais saltar muito mais alto? O recorde de um salto parado provavelmente pertence ao galago, um pequeno primata tropical que pesa cerca de 250 g. Sob condições bem controladas, um galago salta 2,25 m na direção vertical (Hall-Craggs 1965), que é mais de três vezes a altura de um salto parado realizado por um ser humano. A menos que os músculos produzam mais força por centímetro quadrado de área de secção transversal (improvável), o desempenho superior do galago pode ser explicado apenas se o animal possuir uma maior massa muscular (mais energia proveniente da contração de partida para o salto) e, possivelmente, uma estrutura mecânica mais favorável dos membros.

O galago realmente possui grandes músculos para saltar, aproximadamente 10% da massa corpórea (Alexander 1968) ou cerca de duas vezes a do homem. Se

supusermos que todas as vantagens mecânicas combinadas de um animal saltador altamente especializado fossem responsáveis por um acréscimo de 50% no desempenho, isso em combinação com o dobro da massa dos músculos para saltar, seriam responsáveis por um aumento de três vezes no desempenho – de forma alguma uma aproximação excessiva. Levando-se em conta que se trata de um salto parado, tal fato é mais impressionante do que o salto do gafanhoto, porém, deve ser lembrado que o galago é um animal homeotérmico, altamente adaptado a saltar grandes distâncias em seu habitat natural.

A pulga. Afora o fato de que os animais não são completamente isométricos, há uma outra dificuldade. Quanto menor o animal, menor a distância de partida para o salto, e visto que a velocidade de partida deve ser a mesma para todos, o animal menor necessita acelerar mais velozmente seu peso corpóreo. Como há menos tempo disponível para a partida, a potência do músculo precisa ser aumentada de acordo (isto é, o músculo deve contrair muito rapidamente).

Para um animal do tamanho de uma pulga, o tempo de partida é menor que 1 m e a distância na qual ocorre

a aceleração é de apenas 0,75 mm. A aceleração média durante a partida excede 2.000 m s^{-2} , ou a grosso modo, o equivalente a 200 g (Rothschild e col., 1972).

Se os músculos simplesmente não podem ser contraídos com essa rapidez, como então a pulga salta? Ela utiliza o princípio da catapulta e armazena energia em um pedaço de material elástico (*resilina*), na base das patas traseiras. A resilina é uma proteína com propriedades muito semelhantes à borracha (Weis-Fogh, 1960; Andersen e Weis-Fogh, 1964). Os músculos relativamente lentos são usados para comprimir esse material, que devolve a energia total com uma eficiência próxima a 100%, quando o mecanismo de liberação é disparado. Dessa maneira, o rechaço elástico funciona à semelhança de um estilingue e confere à pulga a necessária aceleração.

O besouro click. Quando colocado virado para cima sobre uma superfície sólida lisa, esforça-se para desvirar-se, porém quando suas patas não encontram apoio, ele pára de se movimentar. Após uma pausa, o besouro salta no ar, produzindo um estalido audível. Se cair novamente virado, continuará estalando até aterrar do lado correto. Esse mecanismo de salto sem as patas faz com que o besouro salte a alturas de até 30 cm e o animal pode atingir uma aceleração de partida de quase 400 g.

O mecanismo é simples, o primeiro segmento do tórax apresenta uma cavilha voltada para a porção posterior, parte dela encaixada em uma cavidade na região traseira do corpo (Fig. 10.32). Quando a cavilha encosta na abertura da cavidade, ela impede que o grande músculo do salto no protórax faça com que a metade anterior do corpo oscile para cima. Portanto, o músculo em contração cria uma tensão e funciona como uma mola; quando a cavilha finalmente desliza, o besouro dobra-se ao meio e a energia armazenada no músculo fornece a força instantânea necessária para o salto. Medidas cuidadosas do salto demonstram que durante o estalido, o centro de massa do besouro é erguido em torno de 0,6 a 0,7 mm, em apenas 0,5 ms.

O besouro *click*, como a pulga, é muito pequeno para que os músculos proporcionem a aceleração necessária durante o curto tempo de aceleração. Metade de um milissegundo não é suficiente para a contração muscular e a melhor maneira de obter energia, à velocidade necessária, é armazená-la em uma estrutura elástica.

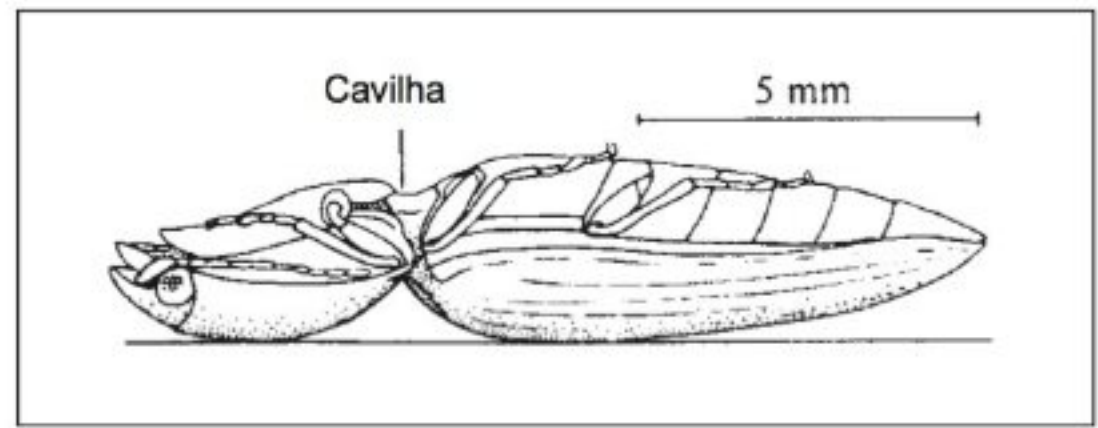


Fig. 10.32 Um coleóptero (*Athous haemorrhoidalis*) em decúbito dorsal, pronto para um salto, com a cavilha travada encostada na abertura da cavidade, na parte traseira do corpo (Evans, 1972).

Vôo e natação

O ar e a água são meios fluidos e os animais que neles se movimentam têm problemas semelhantes. Não há um substrato sólido para sustentar seus pesos e as forças necessárias para fazer com que se movam são exercidas contra um meio que virtualmente escapole. O ar é muito menos denso e viscoso que a água, uma diferença que tem efeitos substanciais sobre a locomoção dos animais nos dois meios, mas, por outro lado, possuem muitos princípios de dinâmica dos fluidos em comum.

Vôo

A julgar pelos números, o vôo é uma ação extremamente bem-sucedida. De cerca de 1 milhão de espécies de animais, mais de três quartos são insetos voadores. A capacidade de voar evoluiu independentemente em pelo menos quatro oportunidades: em insetos, nos grandes répteis voadores extintos (Pterossauros), em aves e em mamíferos (morcegos). O tamanho dos animais voadores ativos varia de cerca de 1 µg em alguns insetos minúsculos a mais de 10 kg nas maiores aves voadoras.

A potência necessária para que um animal seja impulsionado no ar durante o vôo tem dois componentes: *soerguimento* e *impulso*. Para um vôo estável e nivelado, o soerguimento deve equivaler ao peso do animal e o impulso deve equivaler ao arrasto aerodinâmico sobre o animal à medida que ele se movimenta para a frente. Estas forças são obtidas, movimentando-se o ar na direção oposta às das forças necessárias. Portanto, em um vôo nivelado, o soerguimento deve ser equivalente ao peso da ave, obtido pela aceleração de uma massa de ar para baixo, de tal sorte que a massa multiplicada pela aceleração do ar é igual à massa da ave multiplicada pela

força da gravidade. Do mesmo modo, o impulso é obtido pela aceleração do ar na direção oposta.

As aves batem as asas para gerar essas forças. Portanto, o voo, assim como a corrida, usa um movimento recíproco dos apêndices propulsores. Para a maioria das aves, a potência do voo é gerada principalmente durante o curso descendente, desencadeado pela contração dos músculos peitorais. Como era de se esperar, estes músculos são muito grandes e constituem cerca de 15% da massa corpórea, independentemente do tamanho da ave. Os músculos responsáveis pelo curso ascendente das asas constituem apenas aproximadamente um décimo da massa total dos músculos do voo e desse modo não podem prover uma fração importante da força necessária para o voo. Naturalmente, há desvios insignificantes, mas, como regra geral, o motor ocupa nas aves a mesma fração do aeroplano, independentemente do seu tamanho (Greenewalt, 1975).

O trabalho executado durante o voo tem uma participação diferente do trabalho da corrida. Vimos que, durante a corrida, pouco trabalho é realizado junto ao ambiente, mas durante o voo cerca de 25% do trabalho total se dá junto ao ambiente. Isto ocorre porque o ar é um fluido, portanto é facilmente deformado. À medida que a ave propulsa o ar para baixo e para trás, a movimentação deste é dissipada por causa da sua viscosidade e nenhuma energia retorna à ave. Os 75% restantes do trabalho é realizado junto ao corpo, deixando um espaço considerável para o armazenamento de energia elástica. A evidência do armazenamento de energia elástica no voo dos vertebrados, contudo, ainda não é completa.

Como um grupo, os beija-flores são diferentes; seus músculos de voo constituem 25 a 30% da massa corpórea. Isso é compatível com uma maior força necessária para o voo pairado do que para o voo horizontal (Weis-Fogh, 1973). Além disso, os músculos responsáveis pelo curso ascendente das asas constituem cerca de um terço da massa total dos músculos do voo, indicando que para o voo pairado, os cursos ascendente e descendente das asas são importantes no fornecimento de potência e, como a ave permanece voando no mesmo lugar, toda a potência é destinada ao soerguimento.

A conclusão de que o soerguimento é propiciado durante os cursos ascendente e descendente das asas no voo pairado de beija-flores é confirmada pela análise de filmes de alta velocidade do movimento das mesmas (Fig.

10.33). Durante o voo pairado, o soerguimento ocorre, como seria de se esperar, durante o curso descendente das asas. No curso ascendente, a asa é torcida de modo que a sustentação seja nessa hora proporcionada por um aerofólio virtualmente virado de cabeça para baixo (Stolpe e Zimmer, 1939). Várias outras aves – gaivotas e pombos – pairam no ar de forma similar, com a força de sustentação produzida nos cursos ascendentes e descendentes das asas. Outras aves, como corvos e estorninhos, usam suas asas de modo diferente e pairam no ar de forma que a sustentação seja produzida no curso descendente, mas não no ascendente (Dathe e Oehme, 1978).

O voo dos insetos é, em muitos aspectos, semelhante ao do beija-flor, especialmente durante o voo estacionário. Os músculos antagonistas do voo, no tórax, fornecem a potência necessária para os batimentos ascendentes e descendentes, como já discutido. Os dois batimentos provavelmente contribuem de modo igual para o voo estacionário, mas o ascendente contribui mais para o soerguimento durante o movimento para frente (Dudley e Ellington, 1990). Blocos de uma proteína semelhante à borracha, a resilina, localizadas no tórax e também nos músculos do voo propriamente ditos, armazenam de maneira elástica a energia cinética das asas no final de cada batimento (Weis-Fogh, 1976). É surpreendente notar que os insetos são capazes de voar a velocidades mais altas, quase sem haver aumento na taxa metabólica – a potência mecânica e o consumo de oxigênio estimados para a mamangava são quase iguais aos observados no voo estacionário e no voo horizontal em alta velocidade (Dudley e Ellington, 1990; Gilmour e Ellington, 1993).

Teorias aerodinâmicas sofisticadas foram desenvolvidas para a compreensão da física do voo das aves e insetos e estes princípios tornaram-se mais conhecidos nos últimos anos; todavia, o trabalho experimental que apóia essas teorias permanece incompleto (Lighthill 1974; Ellington 1995; Rayner 1995). A potência necessária para o voo das aves é uma função extremamente complexa do tamanho e da forma da ave, da velocidade e do tamanho e formato das asas. A análise exata é ainda mais complicada pela alteração constante na velocidade e no formato da asa, durante cada batimento.

A teoria aerodinâmica (Lighthill, 1974) sugere que a potência necessária para o voo das aves deve aumentar proporcionalmente ao peso corpóreo elevado à potên-

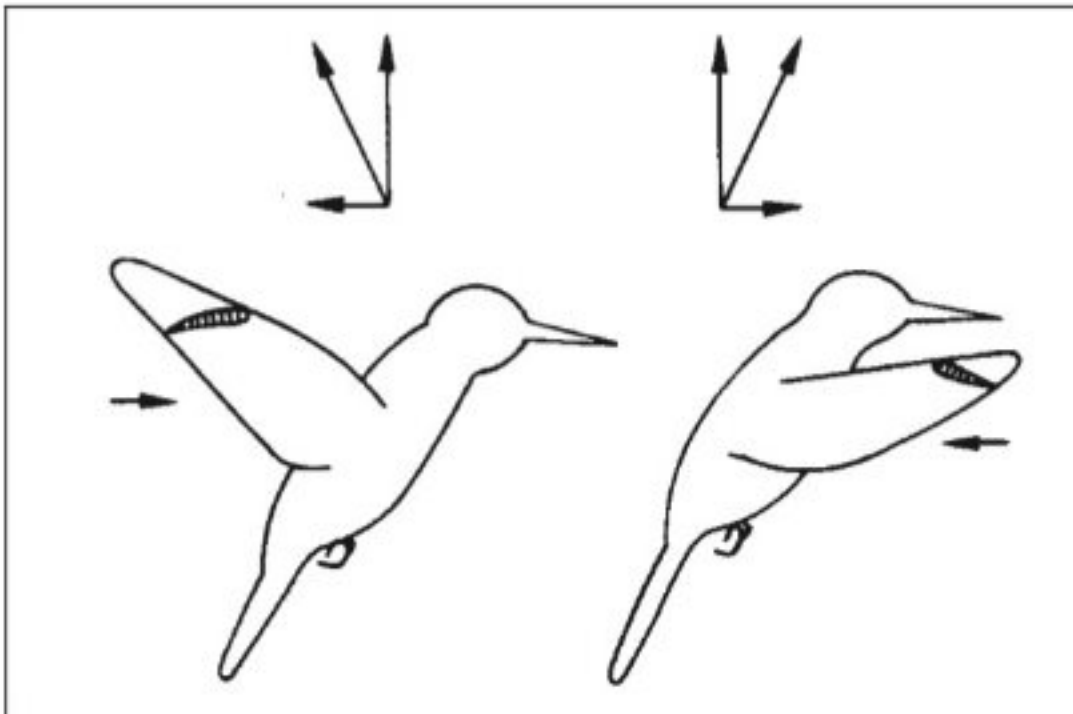


Fig. 10.33 O beija-flor ao pairar no ar obtém sustentação durante os cursos ascendente e descendente das asas. O curso descendente é na realidade um batimento na direção anterior (esquerda) e no batimento de retorno (direita), a asa é torcida, invertendo o aerofólio, proporcionando dessa maneira a força de sustentação necessária em ambos os batimentos. O vetor horizontal é invertido de modo que a ave permaneça no mesmo lugar (Stolpe e Zimmer, 1939).

cia 1,17. A análise feita por Tucker, que leva em consideração medidas empíricas, forneceu resultados que, de forma simplificada, sugerem que a potência necessária deve ser proporcional ao peso da ave (Tucker, 1973). Para o argumento que se segue, faz pouca diferença se for usado o expoente 1,17 ou 1,0.

Sabe-se que a taxa metabólica de repouso de uma ave aumenta em proporção à massa corpórea elevada à potência 0,75 (p. 197). Embora não se conheça ao certo, pode-se supor que a potência mecânica máxima sustentável está relacionada, de modo similar, ao tamanho corpóreo. Isso simplesmente significa que a potência disponível não aumenta com a mesma rapidez, em relação ao tamanho corpóreo, que a potência necessária para o voo. Isso é mostrado na figura 10.34, em que a curva da potência necessária para o voo é traçada para cruzar com a da potência máxima existente, no

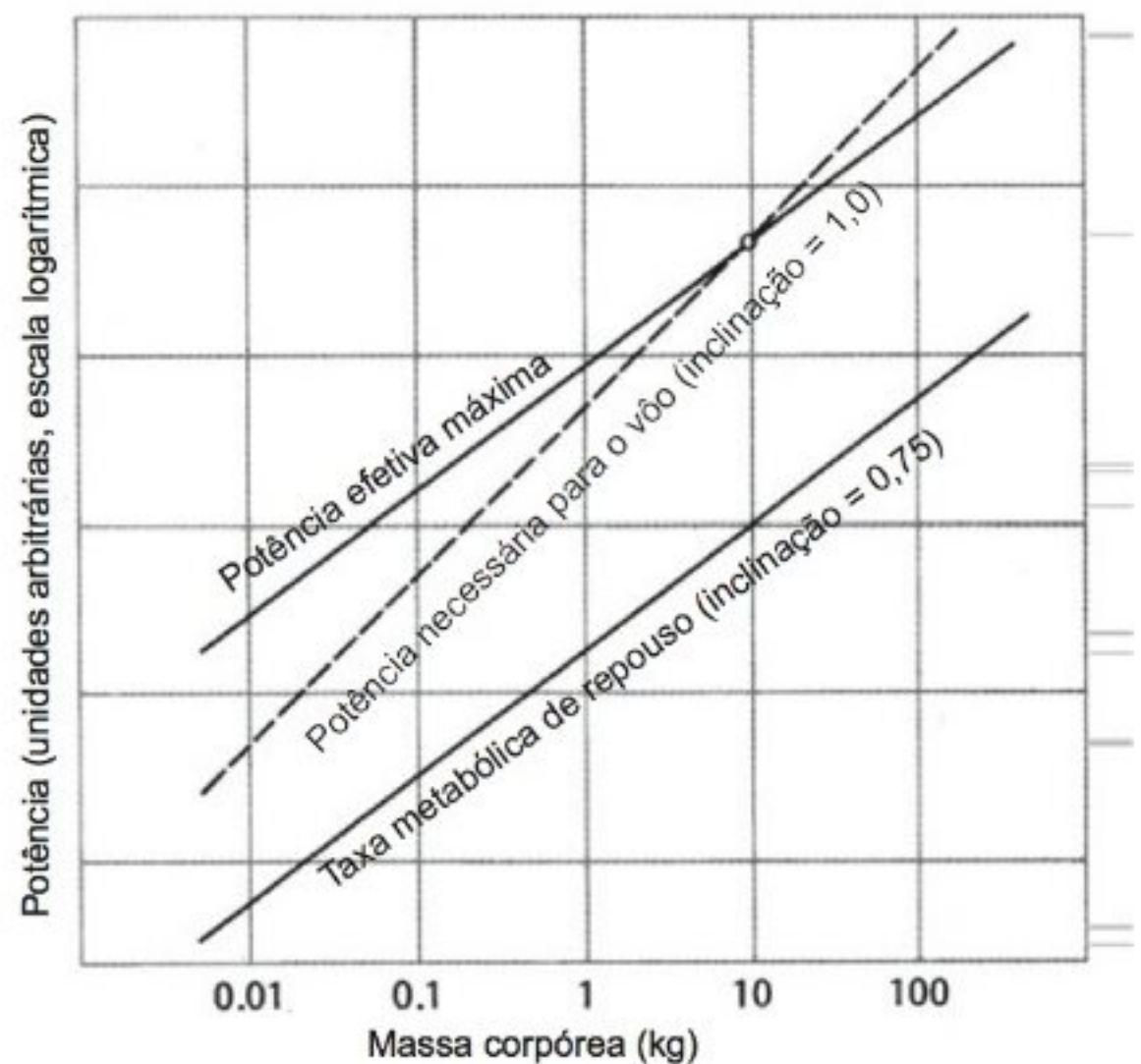


Fig. 10.34 Potência necessária para o voo das aves comparada à potência máxima disponível. A relação familiar entre a taxa metabólica de repouso e a massa corpórea de aves é traçada como uma reta de regressão com uma inclinação de 0,75. Uma reta de regressão para uma suposta potência efetiva máxima, 15 vezes mais elevada que a taxa de repouso, é traçada como uma reta paralela, num nível 15 vezes superior. A potência necessária estimada para o voo é diretamente proporcional à massa corpórea e uma reta de regressão com uma inclinação de 1,0 é traçada para interceptar a potência efetiva máxima a uma massa corpórea de 10 kg, o tamanho aproximado das maiores aves voadoras.

ponto em que a massa corpórea é de 10 kg, o tamanho aproximado das maiores aves voadoras. Isso significa que uma ave muito grande, como o avestruz (ca. 100 kg), ainda que anatomicamente desenhada para voar, não teria como gerar potência suficiente para voar de forma equilibrada.

É interessante comparar essa informação com os detalhes do voo realizado com potência gerada pelo homem, no qual o famoso Prêmio Kremer foi vencido por um atleta bem treinado, de 62 kg, que fez voar um aeroplano pesando 32 kg. Ao girar a hélice por meio de uma corrente de bicicleta, ele fez o aeroplano voar com sucesso ao longo de um curso determinado de cerca de 2.000 m, em cerca de 7 minutos (Hirst, 1977). Tal fato representou um desempenho máximo para um homem bem treinado, sob condições ideais. Embora um aeroplano similar posteriormente tenha cruzado o canal

entre a França e a Inglaterra, de extensão muito maior, são improváveis os vôos sustentados movidos por força humana, por homens que não sejam atletas de elite.

Como resultado do estado avançado da ciência aerodinâmica, tem sido possível para os biólogos compreender o vôo dos animais em concordância com as potências teóricas necessárias para o vôo movido à hélice. Com efeito, uma hélice é simplesmente um aerofólio no qual a superfície propulsora fica isolada da superfície que produz a força de sustentação.

Natação

A natação é semelhante ao vôo. O substrato para a locomoção é um fluido, portanto facilmente deformável. Os animais nadam, portanto, acelerando a água na direção oposta e muitos dos mecanismos aerodinâmicos que as aves usam durante o vôo para gerar o empuxo também são usados pelos animais aquáticos (Rayner 1955; Daniel, 1995). A principal diferença entre nadar e voar é que a maior densidade da água (semelhante à densidade dos corpos da maioria dos animais) reduz imensamente a potência necessária para a sustentação do corpo. De fato, alguns animais nadadores possuem a mesma densidade que a água e nenhuma potência é usada para obter sustentação; toda a potência usada na natação pode ser direcionada para impulsionar o corpo. Além disso, a densidade e a viscosidade da água maiores têm conseqüências mecânicas e um dos resultados é que nem mesmo o peixe mais rápido consegue equiparar a sua velocidade à de uma ave durante o vôo.

Os peixes nadam oscilando a cauda e este, novamente, é um movimento recíproco. A energia para este movimento é gerada pelos músculos do corpo. Esta musculatura é consideravelmente complexa (Westneat e col., 1993) e o padrão da ativação muscular é similarmente complexo (Jayne e Lauder, 1995). Estes músculos empurram a coluna vertebral, para movimentar a cauda para a esquerda e a direita. Os tendões distintos e grandes estão quase ausentes no peixe teleósteo; ao invés disto, os músculos aplicam uma tração efetiva sobre a pele, amplamente reforçada por arranjos cruzados de fibras de colágeno. A pele então puxa a coluna vertebral na altura da cauda (Wainwright e col., 1978). A contribuição do armazenamento de energia elástica para a locomoção dos peixes pode ser grande, mas medidas exatas não se encontram disponíveis.

Os organismos mais simples são melhor compreendidos. A locomoção da medusa ocorre com a contração da campânula, cujo lúmen está cheio de água. Os músculos atravessam o ventre em direções circunferenciais. A contração destes músculos diminui o volume do lúmen, forçando a água a sair da campânula. A aceleração para trás desta água, empurra o animal para frente e assim a medusa funciona como um jato em baixa velocidade, um mecanismo possível por causa da alta densidade da água.

O reenchimento da campânula e, portanto, a reextensão dos músculos, decorre totalmente da energia elástica de deformação armazenada na campânula. Na realidade, as mecânicas desta estrutura, da água e dos músculos que contraem, encontram-se estreitamente combinadas, de modo que a campânula ressoa na frequência com a qual o músculo se contrai durante a locomoção. Portanto, a campânula é como uma bola ricocheteando, em que a energia elástica armazena a energia cinética. Os músculos transferem energia ao sistema para mantê-lo oscilante, para equilibrar o trabalho executado junto ao ambiente e ao corpo, mas que é dissipado por causa da viscosidade (Demont e Gosline, 1988). A lula provoca uma propulsão muito mais rápida, usando um mecanismo semelhante, e os arranjos de colágeno do manto armazenam energia elástica a fim de facilitar o reenchimento do manto (Gosline e Shadwick, 1983).

O problema de apresentar a mesma densidade que a água e dessa maneira obter uma flutuabilidade neutra, evitando o gasto de energia para a sustentação do corpo, tem uma ampla variedade de soluções, que serão examinadas a seguir.

FLUTUABILIDADE

Se um animal que nada for mais pesado que a água, parte de seu gasto energético servirá para impedir que afunde e apenas parte estará disponível para a locomoção. Se o animal tivesse a mesma densidade que a água (isto é, possuisse uma flutuabilidade neutra), teria mais energia disponível para se mover.

O problema da flutuabilidade é mais importante para os grandes animais do que para aqueles muito pequenos. Os pequenos organismos possuem uma área de superfície relativamente grande e geralmente apresentam apêndices de diversos tipos que reduzem a velocidade de

afundamento na água; os menores conseguem manter-se em suspensão, como partículas de poeira no ar, e passam todo o ciclo de vida desta maneira. Os apêndices, grandes o suficiente para funcionar como freios evitando o afundamento, são mecanicamente impossíveis em grandes organismos, que devem, portanto, fazer uso de outros meios.

Como reduzir a densidade

Uma redução na densidade ou gravidade específica de um organismo é a única solução para que ele se mantenha flutuando, sem envolver um certo grau de ação natatória (isto é, gasto energético). Podem ser relacionadas 5 formas para reduzir a tendência ao afundamento e levar o organismo a um estado de flutuabilidade neutra:

1. Redução na quantidade de substâncias pesadas (p. ex., carbonato de cálcio ou fosfato de cálcio).
2. Substituição de íons pesados (p. ex., Mg^{2+} e SO_4^{2-} por Na^+ , Cl^- ou até mesmo íons mais leves, H^+ e NH_4^+).
3. Remoção de íons sem que haja substituição (isto é, o organismo torna-se mais diluído).
4. Aumento da quantidade de substâncias mais leves que a água, principalmente gorduras e óleos.
5. Utilização de pneumatóforos, como a bexiga natatória dos peixes.

Serão discutidas essas cinco possibilidades, suas vantagens, desvantagens e limitações. Como a água do mar é mais pesada (densidade = 1,026) que a água doce (densidade = 1,0), é mais fácil para um organismo atingir flutuabilidade neutra no mar; de fato, algumas maneiras de produzir flutuabilidade neutra no mar não podem jamais ser conseguidas na água doce.

Redução de substâncias pesadas

Muitos esqueletos consistem de substâncias muito pesadas, geralmente sais de cálcio, carbonato ou fosfato de cálcio. O carbonato de cálcio é comum entre os invertebrados (conchas de bivalves, caracóis, corais, etc.) e o fosfato de cálcio é o componente principal dos ossos de vertebrados, nos quais são encontrados sob a forma de apatitas minerais. Alguns organismos (p. ex., algumas esponjas) possuem esqueletos formados de sílica, outros (muitos artrópodos) utilizam substâncias quitinosas, isoladamente ou em combinação com o carbonato de cálcio. A contribuição relativa dessas substâncias para

o peso de um animal na água fica evidente a partir de suas densidades (Tab. 10.6).

É fácil observar que a redução da quantidade de sais de cálcio pode contribuir muito para a redução do peso de um organismo. Conseqüentemente, caracóis nudibrânquios pelágicos são desprovidos de conchas, enquanto os opistobrânquios, que são organismos que vivem no fundo do mar, possuem conchas bem desenvolvidas. Os celenterados nadadores (p. ex., medusas) são completamente desprovidos do pesado esqueleto de carbonato de cálcio, característico de muitos celenterados sésseis, como os corais.

É interessante notar que um grupo de organismos pelágicos, os caranguejos nadadores, não apresentam redução de seus pesados esqueletos (principalmente de carbonato de cálcio). Isso é válido para o caranguejo azul comum (*Callinectes*), que nada continuamente para evitar o afundamento.

Evidentemente, há uma desvantagem estrutural considerável com a remoção do suporte mecânico. Portanto, essa solução é mais comum entre organismos relativamente pequenos. Uma alternativa é a substituição de um esqueleto pesado por um constituído de substâncias mais leves. Por exemplo, a lula comum privou-se do esqueleto de carbonato de cálcio observado no seu parente próximo, a sépia, e substituiu-o por uma estrutura mais leve, feita de quitina, conhecida como pena.

Substituição de íons pesados por mais leves

Os melhores exemplos dessa solução são, talvez, observados entre os vegetais. Duas algas multicelulares, *Valonia* e *Halicystis*, revelam o que pode ser obtido pela manipulação da composição iônica do organismo. Ambas são quase que flutuadores neutros: a primeira dificilmente afunda na água do mar e a segunda possui flutuabilidade ligeiramente positiva. Ambas apresentam uma abundância de seiva celular, que é isotônica em relação à água do mar, mas diferem na composição (Tab. 10.7) e eliminam quase que completamente o pesado íon sulfato. Da mesma forma, a *Valonia* elimina o magnésio, que está presente na *Halicystis* em uma concentração menor que um terço da água do mar. O cálcio, um outro íon divalente, é também eliminado por ambas, em relação à sua concentração na água do mar.

Dos íons monovalentes, o K^+ é mais pesado que o Na^+ . A *Valonia*, que é ligeiramente mais pesada que a

Tabela 10.6 Gravidade específica da água do mar, da água doce e de substâncias comumente encontradas como material esquelético nos organismos aquáticos (Denton, 1961).

Substância	Gravidade específica
Água do mar	1,026
Água doce	1,000
Carbonato de cálcio	
Aragonita	2,9
Calcita	2,7
Fosfato de cálcio	
Apatita	3,2
Quitina	1,2

água do mar, acumula principalmente K^+ na seiva celular, como geralmente o fazem os vegetais. A *Halicystis*, entretanto, que é ligeiramente mais leve que a água do mar, elimina a maior parte do potássio e utiliza o sódio, mais leve, como seu cátion mais importante.

Um organismo muito comum e que causa luminescência no mar é um dinoflagelado, *Noctiluca miliaris*. Ele tem um pouco menos de 1 mm de diâmetro e tem a propensão de agrupar-se na superfície, pois é definitivamente mais leve que a água do mar. Quando é estimulado mecanicamente, emite clarões luminosos que são visíveis como fosforescência à noite. Sua emissão de luz tem sido objeto de extensos estudos, porém, serão discutidos apenas seus problemas de flutuabilidade.

A composição da seiva celular do *Noctiluca* é fornecida na tabela 10.8. Ele é isotônico em relação à água do mar e atinge flutuabilidade positiva em parte pela redução de Ca^{2+} , Mg^{2+} e, especialmente, pelo SO_4^{2-} pesado. Além disso, acumula íon amônia, que é mais leve que os cátions monovalentes mais comuns, Na^+ e K^+ .

O íon hidrogênio (H^+) é muito mais leve que qualquer um dos outros cátions. Tem sido sugerido que a flutuabilidade positiva poderia ser conseguida pelo aumento da concentração do íon hidrogênio, às custas de outros cátions, porém, isso não é factível. Embora a seiva celular do *Noctiluca* seja bastante ácida (isto é, apresenta uma concentração elevada do íon hidrogênio),

Tabela 10.7 Composição iônica da água do mar e da seiva de duas algas multinucleares que apresentam flutuabilidade quase neutra. As concentrações molares iônicas são expressas em relação ao cloro ($Cl^- = 100$) (Gross e Zeuthen, 1948).

	Água do mar	Seiva de <i>Valonia</i>	Seiva de <i>Halicystis</i>
Cl^-	100	100	100
Na^+	85,87	15,08	92,4
K^+	2,15	86,24	1,01
Ca^{2+}	2,05	0,285	1,33
Mg^{2+}	9,74	—	2,77
SO_4^{2-}	6,26	—	—
Densidade específica	1,0277	1,0290	1,0250
Solução artificial ^a	1,0285	1,0285	1,0252

^aContém as concentrações iônicas relacionadas acima.

é fácil perceber que o efeito sobre a densidade deve ser desprezível.

Se admitirmos que o pH da seiva do *Noctiluca* seja 4,0, a concentração do íon hidrogênio será de 10^{-4} mols por litro. Em outras palavras, a concentração do íon hidrogênio é de 0,1 mmol por litro e, conseqüentemente, não pode substituir mais que 1/5.000 do conteúdo total de cátions no *Noctiluca*. Para a substituição de uma quantidade significativa de cátions, o valor do pH teria que ser consideravelmente menor que 2, que corresponde a uma concentração iônica de hidrogênio superior a 10 mmols por litro. Tal acidez elevada não é conhecida em nenhuma célula e ocorre unicamente em algumas secreções ácidas, como o suco gástrico de vertebrados e a saliva de alguns caracóis marinhos, que fazem uso do ácido para perfurar as conchas de suas presas.

O princípio da substituição de íons mais pesados por mais leves pode ser usado com o mesmo grau de eficácia por organismos grandes. Um exemplo impressionante é o grupo de lulas de águas profundas, conhecidas como lulas cranquídio. Nesses animais, a cavidade celômica preenchida com fluido é muito grande e constitui cerca de dois terços de todo o animal. Se a cavidade for aberta e o fluido for drenado, o animal perderá sua flutuabilidade neutra e afundará. O fluido tem uma densidade em torno de 1,010 (a água do mar, 1,026), é osmoticamente isotônico em relação à água do mar e o

Tabela 10.8 Composição iônica da água do mar e da seiva celular do dinoflagelado *Noctiluca*, uma fonte comum de fosforescência no mar. Esse animal atinge a condição de flutuabilidade neutra pela eliminação de íons pesados e a substituição desses principalmente por NH_4^+ (Kesseler, 1966).

	Seiva (mEq/litro ⁻¹)	Água do mar (mEq/litro ⁻¹)
Na^+	414	418
K^+	34	8,8
NH_4^+	58,5	0
Ca^{2+}	9,5	18,5
Mg^{2+}	15	95
Cl^-	496,5	498,9
SO_4^{2-}	—	46,6
H_2PO_4^-	13	—
pH	4,35	8,2

pH é igual a 5,2. A concentração de NH_4^+ é de cerca de 480 mEq por litro e a de sódio de 80 mEq por litro. O ânion quase que exclusivo é o cloro e o pesado íon SO_4^{2-} está incluído (Denton e col., 1969).

A explicação para a alta concentração do íon amônia é simples. O fluido celômico é ligeiramente ácido e a amônia, que é o produto final do metabolismo normal das proteínas na maioria dos animais aquáticos, difunde-se no fluido e é retida.

Um mecanismo que poderia produzir o pH baixo seria uma bomba de sódio que removesse o Na^+ do fluido celômico, pois deixaria um excesso de ânions e, desse modo, aumentaria a concentração de íon hidrogênio, aumentando, assim, a acidez. O fluido ácido serviria, então, como uma armadilha para reter amônia. Tem sido calculado que se a amônia for o único produto final do metabolismo protéico em uma lula cranquídio, cerca de 40% de toda a amônia produzida durante a vida do animal ficará retida a fim de manter um estado de flutuabilidade neutra (Denton, 1971).

O método utilizado pelas lulas cranquídio é bastante efetivo para conseguir flutuabilidade neutra, porém, apresenta algumas desvantagens estruturais, pois dois terços do volume do animal é fluido (isto é, o volume do fluido transportado equivale ao dobro do volume do próprio animal).

Hipotonicidade

A remoção de íons, sem que haja reposição por outros íons, aparentemente, seria um meio possível para a redução do peso. Naturalmente, haveria problemas osmóticos, pois uma solução diluída seria hipotônica em relação à água do mar. Em geral, os organismos invertebrados estão em equilíbrio osmótico em relação à água do mar e parece que nunca fazem uso da hipotonicidade como um mecanismo de flutuabilidade.

Os peixes teleósteos, entretanto, exibem concentrações iônicas muito mais baixas que a da água do mar e isso contribui para a redução de seu peso na água. Todavia, isso tem apenas importância secundária, pois esses peixes possuem esqueletos e músculos que contribuem com uma boa quantidade de substâncias relativamente pesadas. Entretanto, em muitas formas de águas profundas, que possuem esqueleto e massa muscular reduzidos, a hipotonicidade é de auxílio considerável no equilíbrio da relativamente pequena quantidade de substâncias pesadas.

Gorduras e óleos

Muitos organismos planctônicos contêm quantidades substanciais de gorduras, que naturalmente constituem uma forma comum de armazenamento de energia em animais e em muitos vegetais, mas a contribuição das gorduras e óleos para a flutuabilidade é também importante. Os vegetais planctônicos freqüentemente depositam gordura, ao invés de amido, um componente comum de armazenamento em vegetais, em geral, que é mais pesado. Por exemplo, todas as diatomáceas depositam unicamente gordura.

Os peixes elasmobrânquios, em oposição aos teleósteos, são desprovidos de bexigas natatórias, porém, possuem um fígado grande, especialmente os tubarões que são bons nadadores. O fígado pode constituir cerca de um quinto do peso corpóreo; em um peixe teleósteo, em geral, corresponde entre 1 e 2% do peso corpóreo.

Uma investigação realizada com o tubarão negro espinhoso (*Etmopterus spinax*) revelou que, em média, 17% de seu peso corpóreo correspondia ao fígado e 75% desse era constituído por óleos (S. Schmidt-Nielsen e col., 1934). (Em contraste, o fígado de mamíferos contém em torno de 5% de gordura.) Metade do óleo no fígado do tubarão era formado por esqualeno, um hidrocarboneto insaturado curioso ($\text{C}_{30}\text{H}_{70}$), que tem o nome derivado de *Squalus*, ou tubarão.

A maior parte das gorduras e óleos têm densidade em torno de 0,90 a 0,92, mas o esqualeno apresenta densidade inferior, 0,86. A diferença não é muita, mas na água do mar, o efeito sobre a flutuabilidade de um determinado volume de esqualeno é cerca de 50% superior ao efeito de um volume similar de gordura ou óleo. Se tal condição é a razão para o enorme acúmulo de esqualeno no fígado de elasmobrânquios é difícil de afirmar. No entanto, sua presença indiscutivelmente auxilia o peixe a conseguir uma flutuabilidade quase neutra. Isso é particularmente efetivo porque os elasmobrânquios, ao contrário dos teleósteos, possuem esqueletos cartilagosos relativamente leves que não são sobrecarregados com pesados fosfatos de cálcio.

Curiosamente, arraia e raias, que são animais que vivem no fundo do mar, possuem fígados menores com uma menor porcentagem de gordura. Cinco espécies de arraia (*Raja*) apresentaram um tamanho médio de fígado de 7,53%, com menos de 50% de gordura. Isso faz sentido, pois arraia e raias vivem no fundo do mar e não são bons nadadores.

Convém observar que a concentração iônica relativamente baixa nos fluidos corpóreos dos elasmobrânquios, em relação à água do mar, não contribuem substancialmente para a flutuabilidade. Os elasmobrânquios são isosmóticos em relação à água do mar; a diferença na concentração salina é devida principalmente à uréia e soluções de uréia proporcionam apenas ligeira sustentação na água do mar. O óxido de trimetilamina (TMAO), que também é encontrado nos seus fluidos corpóreos, é consideravelmente menos denso que a uréia e contribui com uma quantidade mínima para a sustentação.

Vários teleósteos de águas profundas possuem bexigas natatórias cheias de gordura, ao invés de ar. Isso é verdadeiro para algumas espécies de *Gonostoma* e *Cyclothone* (Marshall, 1960), mas visto que as bexigas natatórias gordurosas de outros peixes apresentam uma fração substancial de gordura na forma de colesterol (mais de 49%), que possui uma densidade superior (1,067) à da água (1,026), a função da bexiga natatória com gordura no controle da flutuabilidade é dubio (Phleger, 1971).

Flutuadores de gás

Em comparação com um mesmo volume de água, o gás tem uma densidade bem inferior e ainda um volume relativamente pequeno, que é ótima solução para o problema de flutuabilidade. Entretanto, essa solução tem algumas limitações e desvantagens, sendo que a situação

é diferente dependendo se o espaço gasoso é envolto por tecido mole ou por paredes rígidas.

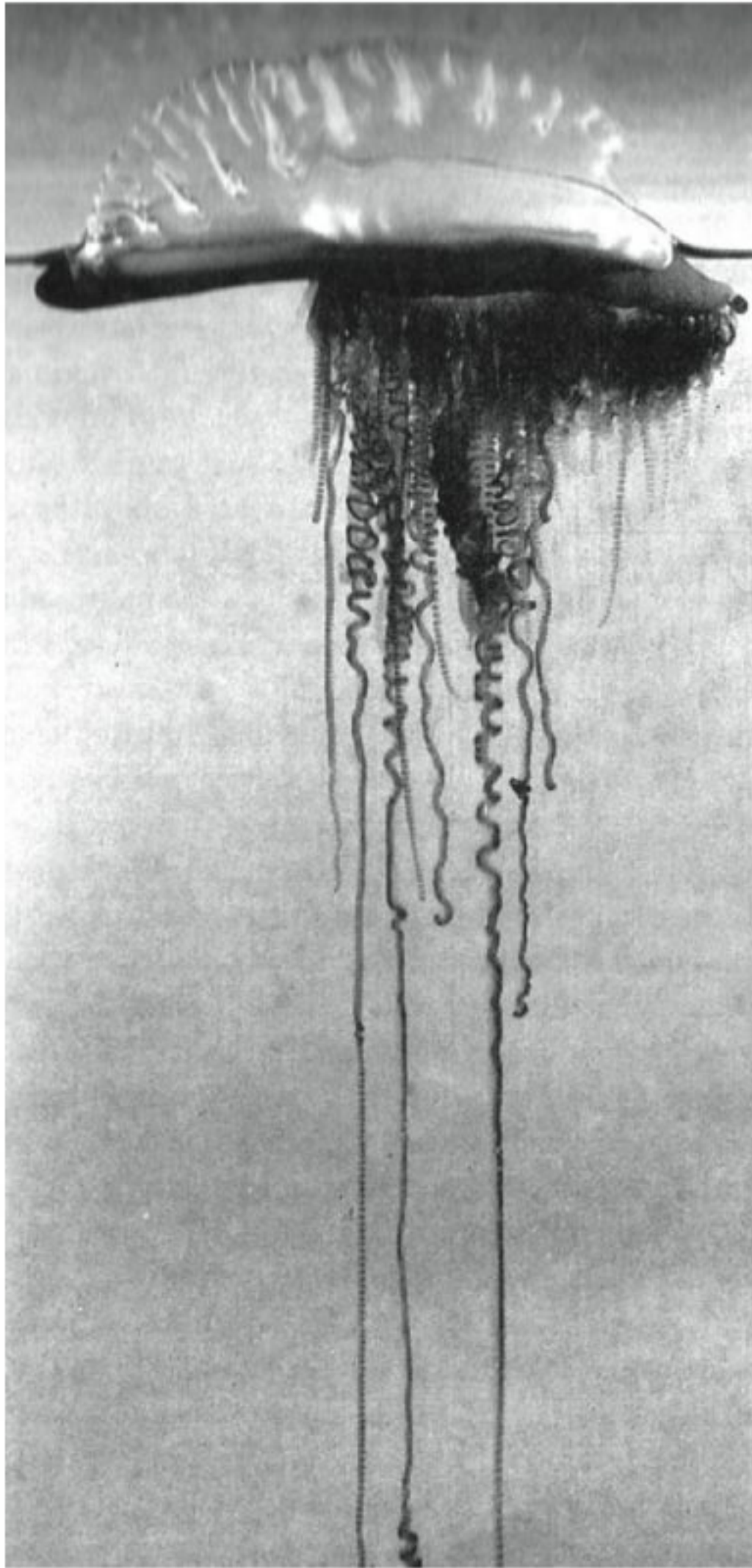
Flutuadores de gás de paredes moles

Suponha que uma bexiga de borracha cheia de ar encontre-se submersa. Quanto mais para baixo ela for puxada, maior será a pressão da água sobre a superfície externa, e à medida que a pressão interna do gás igualar-se à pressão externa da água, o balão tornar-se-á gradualmente mais comprimido.

A pressão da água aumenta em torno de 1 atm para cada 10 m de profundidade e para um organismo que vive em profundidades consideráveis, isso causa problemas. Considere um organismo que vive a 1.000 m de profundidade, onde a pressão da água é de cerca de 100 atm. Para produzir e manter um volume de gás a essa pressão, impõem-se três dificuldades: (1) o gás deve ser secretado no espaço contra uma pressão de 100 atm, (2) a *quantidade* de gás necessária para preencher o mesmo volume, a essa pressão, é 100 vezes maior que na superfície e (3) é um problema evitar que qualquer gás se difunda para o exterior a essa alta pressão. As tensões dos gases na água, a qualquer profundidade no oceano, não são geralmente muito distintas daquelas da superfície, onde há equilíbrio a 0,2 atm de oxigênio e a 0,8 de nitrogênio. Os gases para o flutuador são obtidos junto à água e devem ser impedidos de difundir-se para o exterior.

Um flutuador de gás com paredes moles acarreta outra dificuldade: o volume é alterado se o organismo movimentar-se para cima e para baixo na água. Digamos que um organismo possua gás suficiente em sua bexiga para manter-se com flutuabilidade neutra a uma determinada profundidade. Se o animal se movimentar para baixo, o gás será comprimido, o animal ficará mais pesado e perderá a flutuabilidade. Se ele se movimentar para cima, o gás se expandirá e aumentará a flutuabilidade positiva, o que pode ser perigoso, pois a não ser que o animal nade ativamente para baixo, em direção ao nível neutro, o gás se expandirá rapidamente à medida que o animal subir a velocidades crescentes. A menos que possua um mecanismo para a liberação de gás, um organismo que perdeu o controle de sua subida pode até mesmo romper-se quando ocorre a expansão do gás.

Se o espaço gasoso for revestido por paredes rígidas, as limitações dos movimentos verticais serão menos estritas, porém, as paredes devem ter uma resistência mecânica suficiente para suportar as alterações de pressão.



CARAVELA O flutuador de gás deste celenterado colonial (*Physalia pelagica*) é preenchido por um gás que contém uma grande proporção de monóxido de carbono. O comprimento da bexiga pode exceder a 20 cm e os tentáculos, que causam queimaduras extremamente dolorosas, podem se estender por mais de 10 m. (Cortesia de Charles E. Lane, Universidade de Miami.)

Se as paredes forem mais resistentes, elas também serão mais pesadas, anulando o propósito da câmara de gás: fazer com que o organismo seja mais leve. Como será

visto mais adiante, a resistência mecânica do flutuador é uma limitação na distribuição vertical da *sépie*, que utiliza espaços gasosos rígidos para manter a flutuabilidade.

A bexiga natatória dos peixes é indubitavelmente o tipo mais bem conhecido de flutuador de gás, mas o princípio é também usado por alguns outros organismos, em particular os sifonóforos coloniais (celenterados). Um membro desse grupo é a proeminente caravela (*Physalia*), comumente encontrada ao longo da Costa Atlântica da América do Norte. A colônia é conduzida por uma “vela”, uma câmara de gás baloniforme, geralmente com mais de 10 cm de comprimento, que flutua sobre a superfície do oceano e conduz a colônia adiante quando é carregada pelo vento.

Como a câmara de gás da *Physalia* flutua sobre a superfície, ao invés de estar submersa, a pressão interna é virtualmente igual à pressão atmosférica, simplificando o problema do seu enchimento com gás. Entretanto, a composição do gás é bastante surpreendente, pois contém mais de 15% de monóxido de carbono. A concentração de oxigênio é menor que a atmosférica, a concentração de dióxido de carbono é insignificante e o nitrogênio proporciona o equilíbrio. O gás é produzido por uma glândula de gás, que utiliza o aminoácido serina como substrato ($\text{CH}_2\text{OHCHNH}_2\text{COOH}$) para a formação do monóxido de carbono (Wittenberg, 1960).

Outros sifonóforos coloniais também carregam flutuadores que contêm monóxido de carbono, sendo que um deles é a *Nanomia bijuga*, que possui flutuadores muito pequenos, com um volume de 0,14 a 0,46 μl ; nesses, a concentração de monóxido de carbono é de 77 a 93% (Pickwell e col., 1964). Evidentemente que o monóxido de carbono é altamente tóxico para o ser humano e muitos outros animais. Geralmente, é encontrado na natureza apenas em quantidades mínimas. É encontrado nos caules ocos de algumas algas marinhas, onde pode constituir uma grande porcentagem do gás total.

O monóxido de carbono é encontrado em quantidade diminuta no ar expirado pelos seres humanos, mesmo nos não fumantes, e não é formado por bactérias no intestino, mas a partir da degradação metabólica da hemoglobina no fígado (Ludwig e col., 1957). O monóxido de carbono expirado não é originado externamente a partir da poluição do ar, pois a foca antártica Weddell (que presumivelmente respira ar completamente despoluído) também exala uma quantidade mensurável desse gás (Pugh, 1959).

A presença de flutuadores de gás nos organismos planctônicos pode ajudar a explicar um fenômeno bastante misterioso, conhecido como *camada profunda de dispersão*. As embarcações que fazem uso de sondagem por ressonância para determinações de profundidade, com frequência verificam que ondas sonoras são refletidas não apenas pelo fundo do mar, mas também por uma camada intermediária na água, dando a impressão de um fundo falso. Essa camada extra, que geralmente tem sua profundidade alterada do dia para noite, é a camada profunda de dispersão. Por muitos anos, a causa dessa reflexão sonora ficou ignorada, mas, atualmente, é quase certo que cardumes de peixes com bexigas natatórias, ou sifonóforos pelágicos com flutuadores de gás, sejam os responsáveis por esse fenômeno.

Os sifonóforos possuem flutuadores de gás com uma abertura de modo que o gás possa escapar quando sobem na água. Um experimento simples revelou que o gás pode ser desprendido ou secretado por esses organismos. Pickwell e col. (1964) colocaram-nos em uma seringa de 10 ml e fizeram com que entrassem em contato com o vácuo obtido por meio da tração do êmbolo. Após o gás ter sido removido, os flutuadores ficaram mais pesados que a água, mas em uma hora voltaram a flutuar, agora preenchidos principalmente com monóxido de carbono, possivelmente formado de maneira análoga à da *Physalia*.

À noite, a camada profunda de dispersão frequentemente migra em direção à superfície do oceano. Como os flutuadores dos sifonóforos permitem que o gás escape, provavelmente liberam bolhas ao ascender. Isso explica a observação de que a intensidade de reflexão sonora da camada frequentemente aumenta à medida que ela ascende.

Se os organismos liberassem gás durante a trajetória ascendente, seria de se esperar que uma quantidade similar de gás fosse secretada quando descendessem novamente. Entretanto, poderiam evitar a secreção e liberação repetidas de gás, mantendo uma quantidade constante de gás e tolerando as alterações volumétricas durante a migração vertical. Isso seria possível se o animal estivesse em condições de flutuabilidade neutra em um nível superior, mas dificilmente aconteceria se o nível neutro estivesse a uma profundidade maior.

Considere um exemplo. Digamos que um peixe possua uma bexiga natatória com um volume (sob flutuabilidade neutra) correspondente a 5% do volume

corpóreo. A descida noturna de 50 para 300 m reduziria o volume de gás a um quinto, ou 1% do volume corpóreo. O peixe seria, então, um flutuador negativo, mas poderia manter-se no novo nível por meio de natação moderada. Entretanto, se o peixe estivesse sob condições de flutuabilidade neutra a 300 m de profundidade, com a bexiga natatória perfazendo 5% do volume corporal, a ascensão a 50 m aumentaria o volume da bexiga em 5 vezes, a não ser que o gás fosse liberado.

Uma expansão de cinco vezes do volume da bexiga natatória implicaria em sério risco de perda de controle e a ascensão até a superfície, a uma pressão de 1 atm, faria com que a bexiga atingisse um volume catastrófico de 30 vezes o original. Se os organismos da camada profunda de dispersão se movimentassem verticalmente sem liberar gás, dever-se-ia esperar, portanto, que estivessem sob condições de flutuabilidade neutra em um nível superior e não inferior.

As informações acerca das alterações volumétricas podem até certo ponto ser obtidas sem a necessidade de observação direta. A camada profunda de dispersão reflete o som especialmente bem a frequências que correspondem a frequência de ressonância das bolhas gasosas. Isso, por sua vez, depende do volume e da pressão das bolhas. Se a pressão for conhecida (a profundidade pode ser obtida diretamente do registro da sonda de ressonância) e admitir-se que a frequência de ressonância seja aquela que é melhor refletida, o tamanho das bolhas poderá ser calculado. Quando a camada se movimenta para cima, uma das duas situações pode prevalecer: ou o gás é desprendido e as bolhas dentro dos animais mantêm um volume constante, ou o gás é retido e as bolhas expandem-se com a alteração da pressão.

Se uma bolha for mantida a um volume constante, sua frequência de ressonância deve variar com $P^{1/2}$ (P é a pressão hidrostática); se o volume se alterar com a pressão, enquanto a massa de gás for mantida constante, a frequência de ressonância deverá variar com $P^{5/6}$. Os registros sonoros são complexos e, em geral, difíceis de serem interpretados, mas parece que os organismos da camada profunda de dispersão podem se encontrar em conformidade com um desses padrões (Hersey e col., 1962).

Flutuadores de paredes rígidas

Os problemas relacionados às alterações volumétricas e, portanto, na flutuabilidade com a mudança de

profundidade, são eliminados se o gás permanecer em um espaço rígido. Essa solução é usada pela sépia (*Sepia officinalis*), um parente da lula e do polvo que é comum nas regiões superiores das massas de água litorâneas. Aproximadamente, um décimo de seu volume corpóreo é constituído por uma concha interna, uma estrutura calcificada bem conhecida por criadores de aves, que a utilizam para prover cálcio a suas aves (Fig. 10.35). A função da concha foi estudada pelo pesquisador britânico Denton (Denton e Gilpin-Brown, 1959, 1961).

O volume da concha é igual a 9,3% do volume do corpo e sua densidade, logo que é removida, varia de 0,57 a 0,64, propiciando sustentação suficiente para que o animal tenha uma flutuabilidade neutra na água do mar.

A concha da sépia tem uma estrutura laminar peculiar. É formada de camadas finas de carbonato de cálcio, reforçadas por quitina e mantidas separadas em cerca de 0,66 mm de distância por um grande número de “pilares” do mesmo material. Em um animal adulto, o número de camadas paralelas pode variar em torno de 100 e a maior parte do espaço entre as camadas é preenchido por gás.

Se a concha da sépia for removida de um animal e perfurada embaixo d'água, não haverá escape de gás, demonstrando que o gás contido não está sob pressão. Se o osso da sépia for esmagado, o gás escapará, podendo ser coletado para análise. O gás é nitrogênio sob uma pressão de 0,8 atm, mais uma pequena quantidade de oxigênio, indicando que o gás está em equilíbrio difusivo com os fluidos corpóreos.

Qual o mecanismo que leva gás para a concha da sépia? Se for possível retirar água dos espaços da concha da sépia, o gás irá se difundir passivamente para dentro e atingirá a mesma pressão parcial que nos fluidos corpóreos. Logo, a questão é se o fluido pode ser retirado.

Ao longo da superfície da concha da sépia há sempre um pouco de líquido entre as camadas calcificadas. Esse líquido pode ser coletado sob óleo de parafina, expondo a concha a um vácuo. Ele contém principalmente cloreto de sódio e é hiposmótico em relação à água do mar e aos fluidos corpóreos (que são isosmóticos em relação à água do mar). Isso requer a existência de um mecanismo para o transporte iônico ativo, a fim de reduzir a concentração no fluido da concha. A pressão osmótica externa mais elevada tende a retirar água da concha. A retirada osmótica

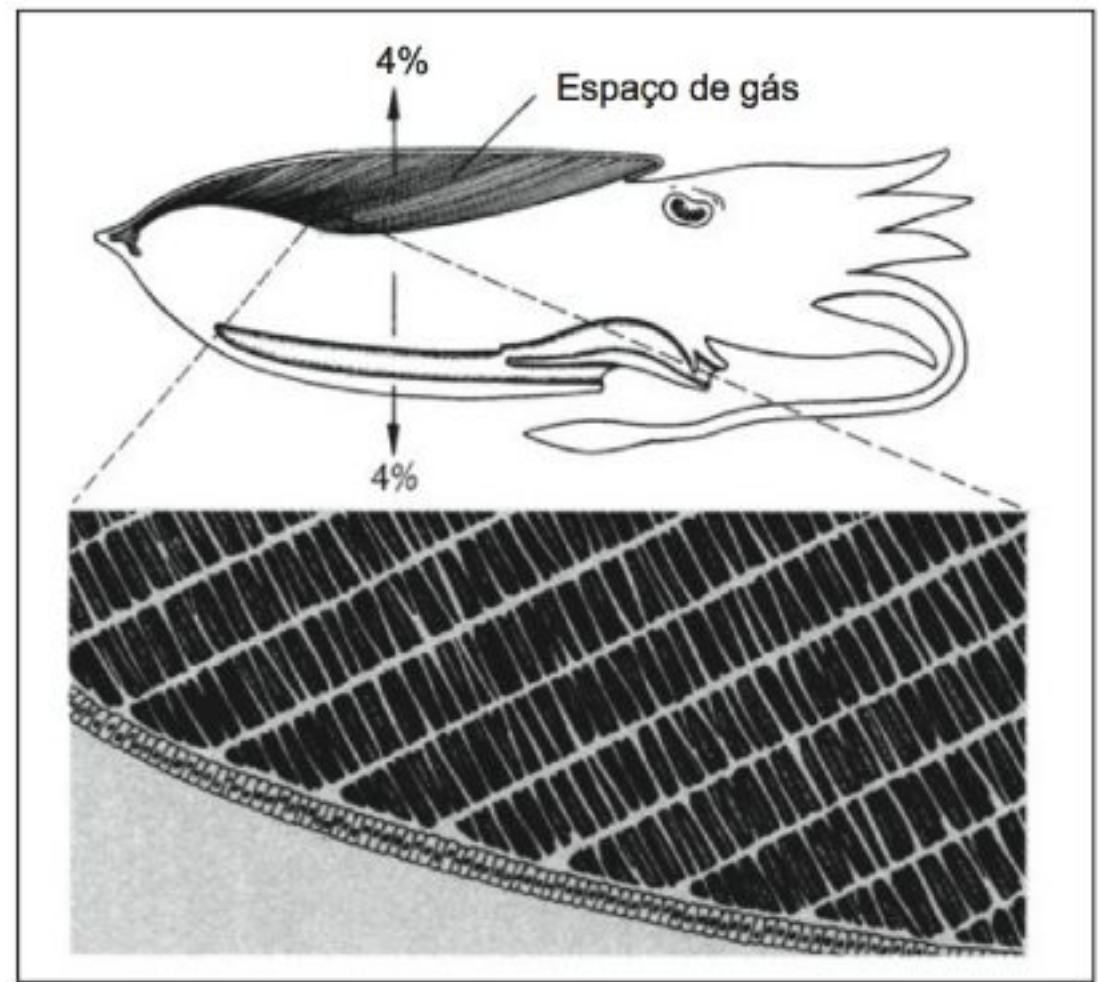
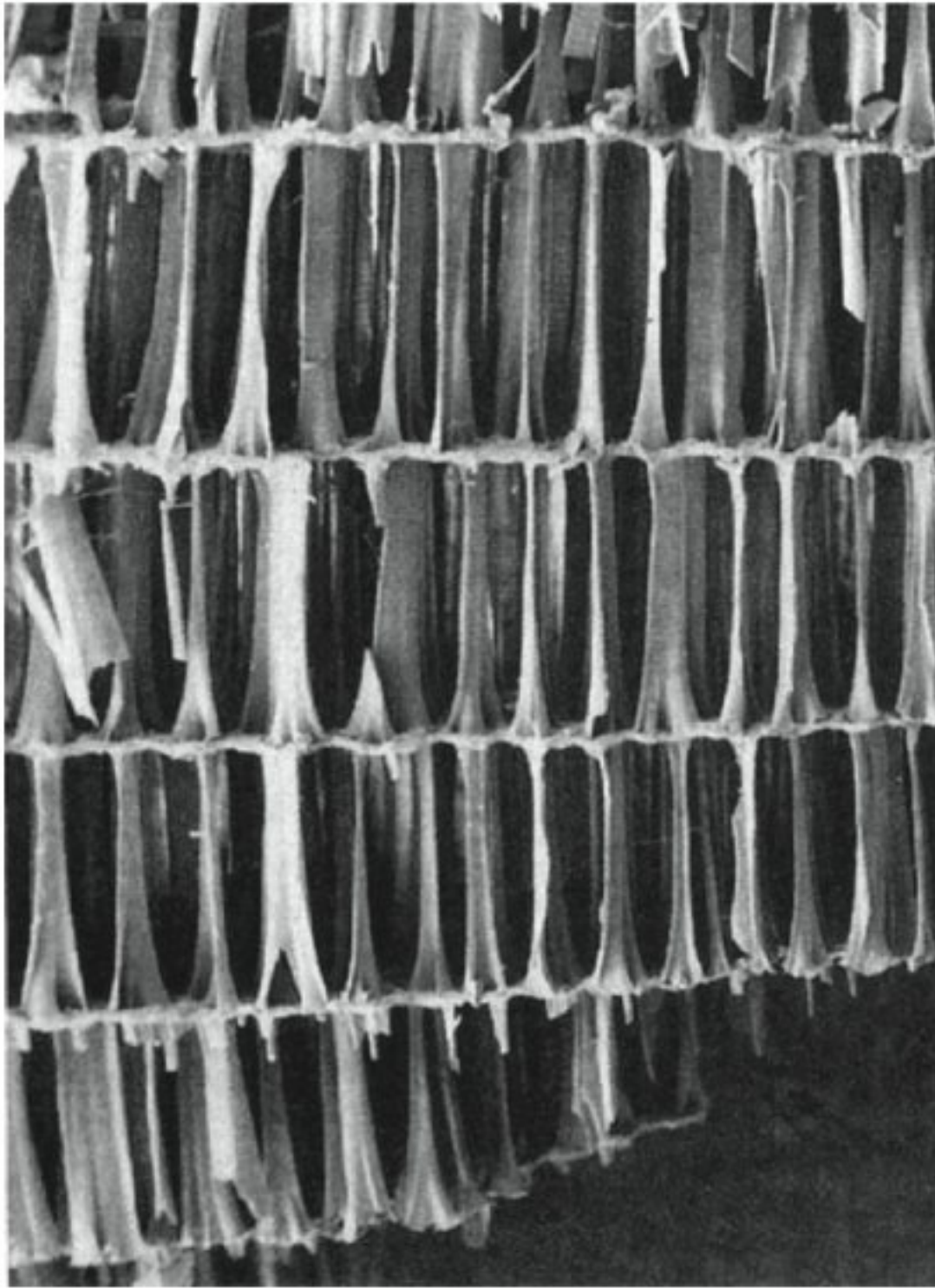


Fig. 10.35 Diagrama de uma sépia, um cefalópodo marinho que utiliza uma estrutura rígida preenchida de ar, denominada concha interna, para atingir flutuabilidade neutra na água. A parte posterior da concha (mostrada em preto) está preenchida por líquido. Na água do mar, a concha fornece um diferencial de sustentação de 4% do peso do animal no ar e, assim, equilibra o excesso de peso do restante do animal (Denton e Gilpin-Brown, 1961).

de água se contrapõe à pressão hidrostática, que tende a pressionar a água de volta para a concha.

A força máxima de retirada de água é limitada pela diferença de concentração. Se todos os íons fossem removidos do fluido no interior da concha, a diferença de concentração entre o fluido da concha e o sangue seria em torno de 1,1 osmolar. Isso corresponde a 24 atm, de pressão; isto é, se a pressão hidrostática externa exceder a 24 atm, o líquido será pressionado para dentro da concha, apesar das forças osmóticas estarem atuando em direção oposta. A uma profundidade de cerca de 240 m, a pressão é de 24 atm e abaixo dessa profundidade é impossível retirar por osmose o fluido da concha da sépia. Entretanto, a sépia vive nas regiões superiores das massas de água e provavelmente não desce abaixo de aproximadamente 200 m. Portanto, as forças osmóticas são suficientes para evitar que a água seja forçada para dentro da concha.

A pressão do gás no interior das paredes rígidas da concha é de cerca de 0,8 atm e ela deve ser resistente o



CONCHA DE SÉPIA O mecanismo de flutuabilidade da sépia (um parente da lula e do polvo) depende de uma estrutura cheia de gás, a concha interna, que é formada por carbonato de cálcio. A concha é constituída de camadas finas de carbonato de cálcio, espaçadas em torno de 0,66 mm, e sustentadas por pilares do mesmo material. (Cortesia de M. L. Blankenship, Duke University.)

suficiente para suportar a pressão hidrostática da água circundante. Essa é realmente a situação, pois se uma concha de sépia for envolvida por um saco de plástico fino (de modo que a água do mar não possa penetrar em seu interior) e exposta a pressões elevadas, será capaz de suportar mais de 25 atm antes de ser esmagada pela pressão.

A vantagem de um sistema rígido é, naturalmente, que a flutuabilidade não é virtualmente influenciada pelas alterações de profundidade, propiciando à sépia um alto grau de liberdade de movimentação ascendente e descendente, sem ter que fazer adaptações no mecanismo de flutuabilidade. Além de tornar a sépia relativamente

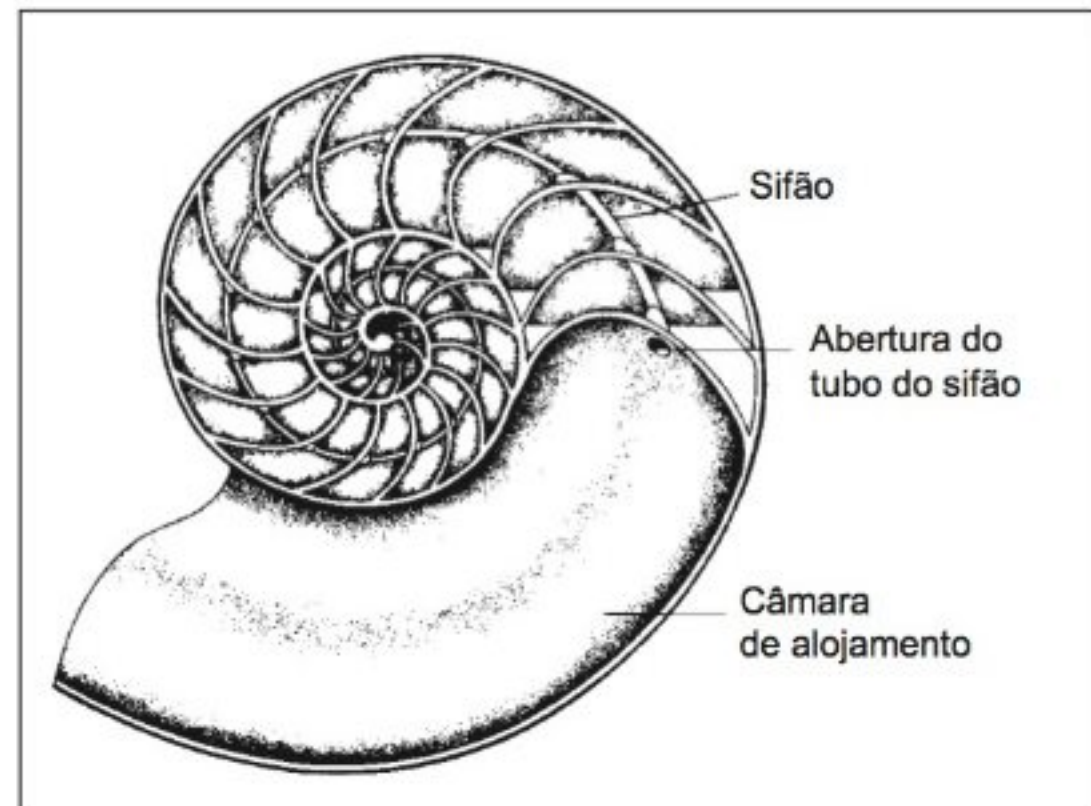
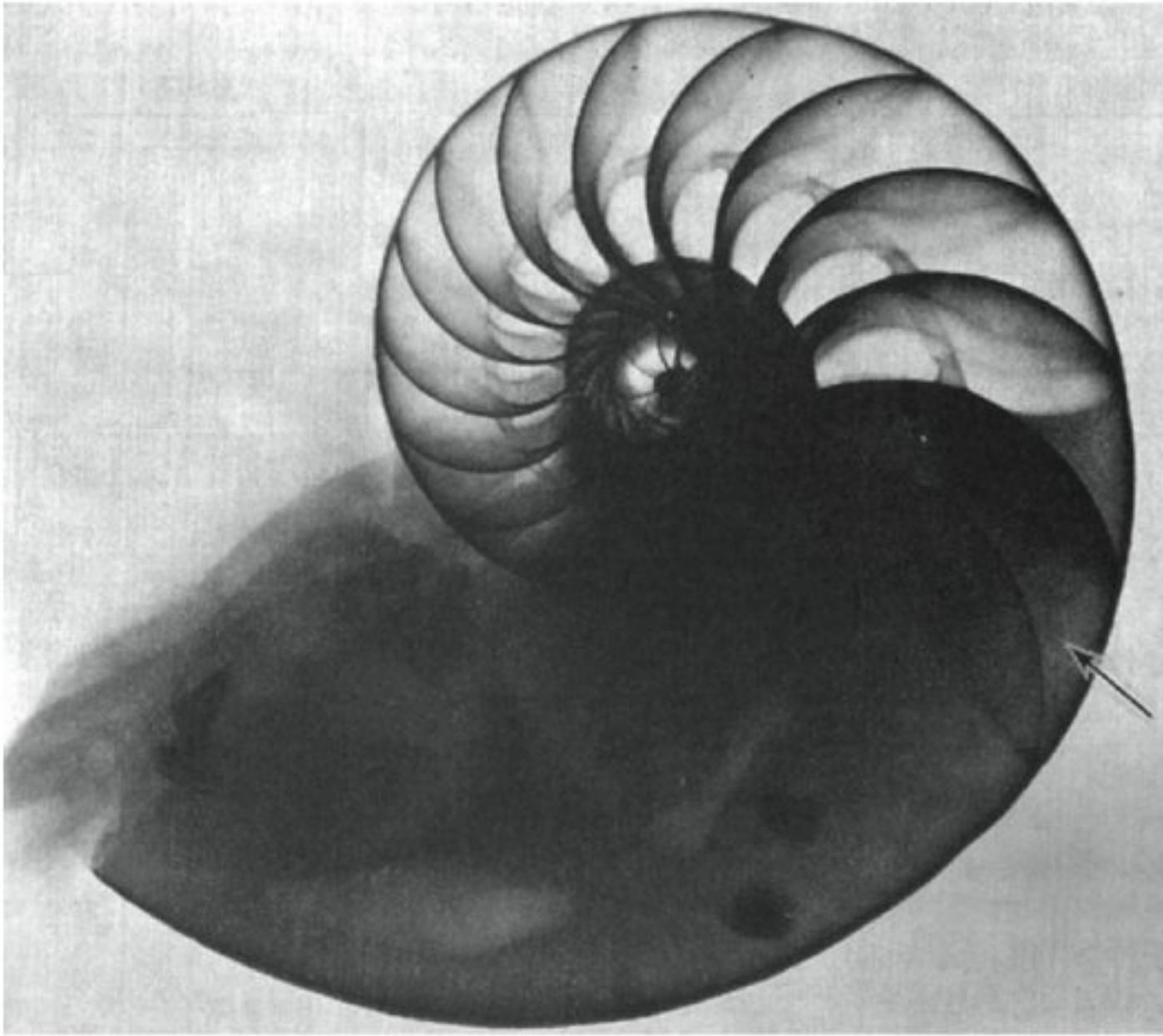


Fig. 10.36 Concha de um nautilus com câmaras. Secção da concha do *Nautilus macromphalus*, orientada na sua posição natural. As câmaras são preenchidas com gás e novas câmaras são adicionadas à medida que o animal cresce. Uma nova câmara é inicialmente preenchida com fluido, que é retirado por osmose e substituído por gases. Uma pequena quantidade de líquido permanece nas câmaras formadas mais recentemente (Denton e Gilpin-Brown, 1966).

independente da profundidade, a concha interna tem uma vantagem adicional: serve como um esqueleto.

O mecanismo responsável pelo enchimento da concha do *nautilus* perolado, ou *nautilus* com câmaras, é teoricamente o mesmo que para a sépia (Fig. 10.36). À medida que o *nautilus* cresce, novas câmaras são, uma a uma, acrescentados à sua concha. Uma câmara recentemente formada (próxima ao animal) é, inicialmente, preenchida com líquido, no qual o cloreto de sódio é o principal soluto.

A parede da câmara é impermeável à água e gases e todas as trocas precisam ocorrer através do sifão. O epi-



NAUTILUS PEROLADO. Raios X de um *nautilus* perolado vivo. A última câmara (seta), recentemente formada, ainda está preenchida com líquido. Na câmara adjacente, o processo de esvaziamento está quase terminado, mas há uma pequena quantidade de fluido na parte mais inferior da câmara. Todas as outras câmaras estão preenchidas com gás. (Cortesia de P. Ward, Universidade da Califórnia em Davis e L. Greenwald, Universidade do Estado de Ohio.)

télio que recobre o sifão contém extensas invaginações revestidas de mitocôndrias, onde o NaCl é ativamente bombeado a partir do fluido que se encontra dentro do compartimento recentemente formado. À medida que o fluido torna-se menos concentrado, a água é retirada por osmose, da mesma forma que na sépia, e o gás difunde-se para o interior da câmara para substituir a água (Greenwald e col., 1982).

Há uma dificuldade no esquema proposto: os *nautilus* são com frequência encontrados a uma profundidade de mais de 240 m, que deve ser o limite absoluto para a remoção de água por um mecanismo osmótico simples. Um mecanismo possível seria aumentar a concentração do sangue dentro do sifão, possivelmente com o auxílio de um mecanismo multiplicador de contracorrente. Foram obtidas algumas evidências a favor de tal mecanismo, mas são necessários estudos complementares (Greenwald e col., 1980).

Através da difusão, o nitrogênio chega a 0,8 atm, a mesma tensão que a da água e dos fluidos corpóreos do animal. Entretanto, o teor de oxigênio é mais baixo e não

atinge a concentração atmosférica, pois o animal utiliza o oxigênio e seus fluidos corpóreos, portanto, apresentam uma tensão de oxigênio inferior à atmosférica. A pressão do gás na concha está sempre em torno de 0,9 atm, independentemente da profundidade na qual o animal é encontrado. Como a sépia, o *nautilus* tem liberdade de movimentação vertical, limitada apenas pela pressão que sua concha rígida consegue suportar.

Foram discutidos exemplos de diferentes mecanismos que os animais podem usar para melhorar sua flutuabilidade, sendo que cada um tem vantagens e desvantagens, resumidas na tabela 10.9. É evidente que os gases constituem uma das soluções mais favoráveis ao problema de gerar sustentação e, também, apresentam outras vantagens. Mas, se estiver contido em uma estrutura mole, terá uma grande desvantagem: tornar-se-á extremamente sensível às alterações de pressão. Os peixes teleósteos utilizam esse mecanismo na forma de uma bexiga natatória de paredes moles, cheia de ar. Esse assunto será discutido a seguir.

Tabela 10.9 Vantagens e desvantagens dos vários mecanismos usados por organismos aquáticos para melhorar a flutuabilidade.

Mecanismo	Volume aprox. necessário (% do restante do corpo)	Eficácia da flutuabilidade		Independência da pressão	Qualidades estruturais	Necessidade energética
		Água do mar	Água doce			
Redução de estruturas pesadas	0	Regular	Ruim	Excelente	Ruim	Sem manutenção
Substituição de íons pesados	200	Boa	Ruim	Excelente	Regular	Necessita de manutenção contínua
Gordura	50	Boa	Boa	Excelente	Boa	Custo inicial alto, sem manutenção
Esqualeno	35	Boa	Boa	Excelente	Boa	Custo inicial alto, sem manutenção
Flutuador de gás de paredes moles	5	Excelente	Excelente	Ruim	Excelente	Necessidade de manutenção contínua
Flutuador de gás de paredes rígidas	10	Excelente	Excelente	Boa	Excelente	Provavelmente necessita de manutenção

A bexiga natatória dos peixes

Muitos peixes teleósteos possuem uma *bexiga natatória*, ou *bexiga de ar*, que propicia a sustentação necessária para que atinjam a flutuabilidade neutra. O fato de um determinado peixe possuir uma bexiga natatória está mais relacionado aos seus hábitos de vida do que à sua posição taxonômica. Alguns peixes que vivem no fundo são desprovidos de bexigas e parece razoável que a flutuabilidade neutra não tenha uma vantagem específica para um peixe que está limitado ao fundo. Muitas formas pelágicas e superficiais possuem bexigas natatórias, porém, outras não. A cavalinha atlântica, por exemplo, não possui bexiga natatória. Para um predador veloz e vigoroso, é uma vantagem indiscutível, pois como foi visto, uma bexiga de paredes moles impinge restrições severas na liberdade de movimentação ascendente e descendente nas massas de água. Nenhum elasmobrânquio (tubarões e arraias) possui bexiga natatória.

A bexiga natatória é mais ou menos uma bolsa ovalada, de paredes moles, localizada na cavidade abdominal, logo abaixo da coluna espinhal (Fig. 10.31). A sua forma varia muito, mas o volume é constante entre as espécies,

na maioria das vezes cerca de 5% do volume corpóreo nos peixes marinhos e 7% nas espécies de água doce. A razão para tal é que a densidade de um peixe, na ausência de bexiga natatória, é em torno de 1,07. O volume de gás necessário para propiciar uma flutuabilidade neutra em água doce é, portanto, cerca de 7% do volume do corpo e na água do mar (densidade = 1,026), 5%.

Uma bexiga natatória pode proporcionar flutuabilidade neutra perfeita a um peixe e ele pode desse modo evitar o gasto de energia para não afundar. Há, entretanto, uma desvantagem importante: o peixe está em equilíbrio ou em flutuabilidade neutra apenas a uma profundidade específica. Se nadar abaixo dessa profundidade, a bexiga será comprimida pelo aumento da pressão na água, a flutuabilidade diminuirá e o peixe precisará nadar ativamente para evitar que afunde mais. Isso não é um problema muito sério, pois ainda que a bexiga esteja quase que completamente comprimida, o peixe não ficará muito mais pesado que a água.

Se o peixe subir acima do nível da flutuabilidade neutra, entretanto, a situação poderá tornar-se catastrófica, pois a pressão se tornará reduzida, a bexiga irá se expandir e o peixe ganhará uma maior força de sustentação.

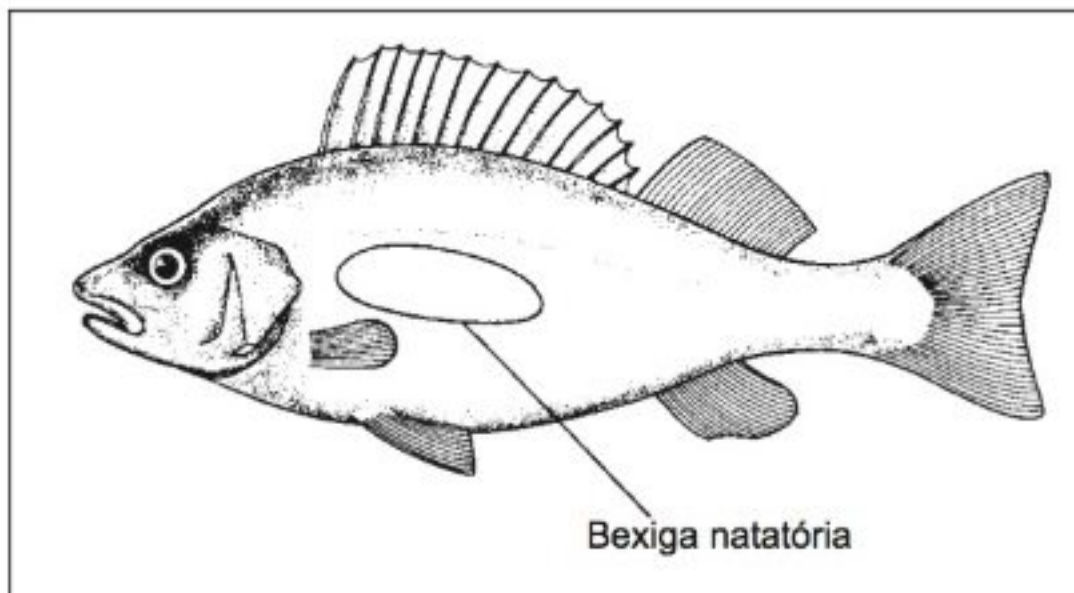


Fig. 10.37 A bexiga natatória de um peixe está localizada na cavidade abdominal, logo abaixo da coluna vertebral. A forma da bexiga pode variar muito, embora seu volume seja, em geral, similar nas diferentes espécies de peixe.

Ele precisará nadar ativamente para baixo ou continuará a subir, e como a bexiga irá se expandir cada vez mais, o peixe eventualmente perderá o controle.

Alguns peixes possuem uma conexão entre a bexiga natatória e o esôfago, que permite ao gás escapar, porém, outros possuem uma bexiga natatória totalmente fechada. Se tal peixe é trazido de águas profundas, chega à superfície com a bexiga expandida e evertida através da boca, ou mesmo rompida.

No tocante à origem embriológica, a bexiga natatória é formada a partir de uma evaginação do trato digestivo. Aqueles peixes que mantêm uma conexão entre a bexiga e o esôfago, são conhecidos como peixes *fisóstomos* (do grego, *physa* = bexiga, *stoma* = boca). Esses peixes conseguem encher a bexiga tomando ar na superfície. Para um peixe que vive nas profundezas, isso seria impraticável ou impossível, pois um grande volume de ar teria que ser acumulado dentro da bexiga na superfície para atingir a flutuabilidade neutra em grandes profundidades, onde a pressão é muitas vezes maior.

Em muitos peixes, o ducto degenera e não há conexão da bexiga com o meio externo. Nesses peixes, denominados *fisóclistos* (do grego, *kleitos* = fechado), os gases na bexiga originam-se no sangue e são secretados na bexiga a uma pressão igual aquela da profundidade na qual vivem. Peixes com bexigas natatórias são encon-

trados a uma profundidade abaixo de 4.000 m. Como a parede da bexiga natatória é uma estrutura mole, o gás da bexiga em profundidade deve estar sob uma pressão de mais de 400 atm, acarretando um problema previamente mencionado neste capítulo: como os gases podem ser transferidos de baixas tensões na água do mar para pressões excessivas no interior da bexiga?

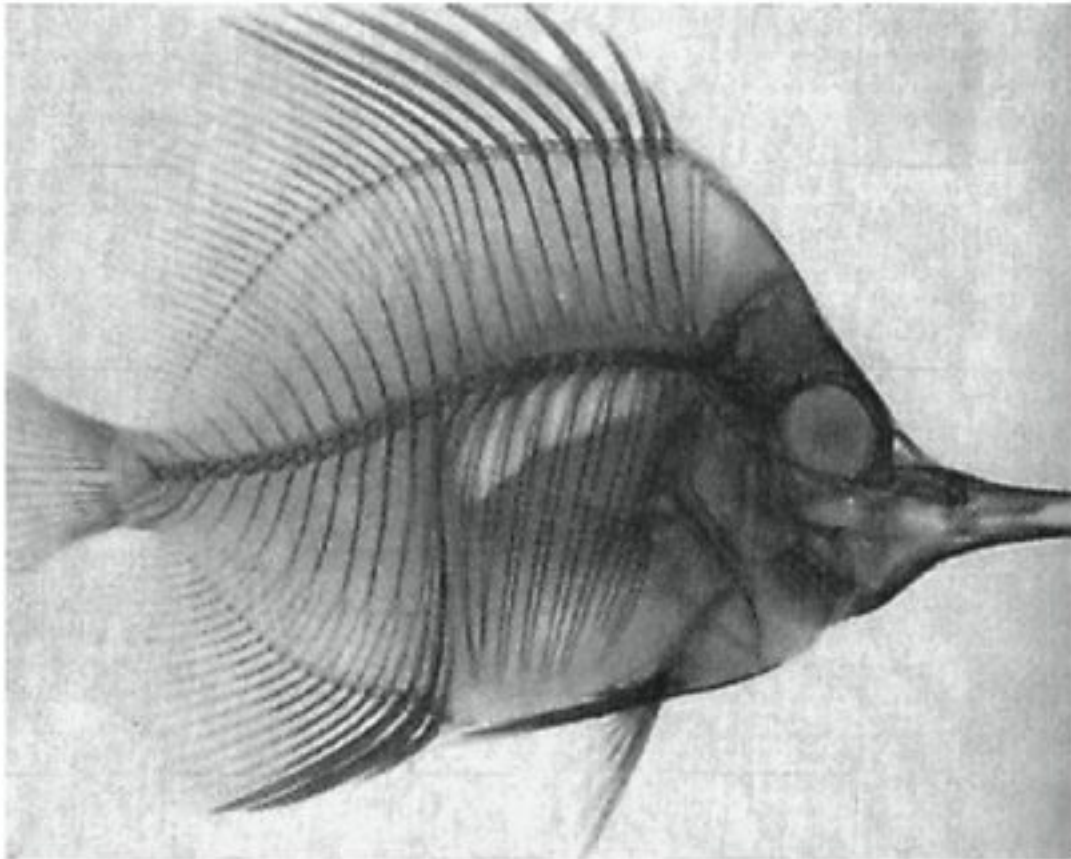
Os gases encontrados dentro da bexiga são os mesmos da atmosfera, oxigênio, nitrogênio e dióxido de carbono, porém, em proporções distintas. Se retirarmos um pouco de gás da bexiga, puncionando-a com uma agulha hipodérmica, o peixe será induzido a secretar novamente gás para substituir o que foi perdido. Na maioria dos peixes, esse gás secretado é rico em oxigênio (Tab. 10.10).

Isso não é válido para todos os peixes; o peixe branco (*Coregonus albus*), por exemplo, enche sua bexiga com nitrogênio praticamente puro. Como ele vive em lagos a profundidades de 100 m ou mais, o nitrogênio precisa ser secretado a uma pressão de 10 atm. O gás nitrogênio é altamente inerte e tem sido difícil compreender como um gás inerte pode ser secretado. Ademais, os gases verdadeiramente inertes (como o argônio) são da mesma forma enriquecidos no gás da bexiga, na mesma proporção em relação ao nitrogênio, como ocorre na atmosfera (Wittenberg, 1958). Isso indica que o mecanismo de secreção não pode envolver reações químicas, devendo ser de natureza física.

Mesmo quando o gás da bexiga natatória é rico em oxigênio, o nitrogênio pode ser ainda mais concentrado que na água circundante. Digamos, por exemplo, que um peixe seja retirado de uma profundidade de 500 m e uma amostra do gás da bexiga apresente 80% de O_2 e 20% de N_2 (e uma quantidade mínima de dióxido de carbono). À profundidade na qual o peixe foi capturado, os gases estavam sob 50 atm de pressão total, sendo que as pressões parciais eram para o oxigênio de 40 atm e para o nitrogênio de 10 atm. Em relação às tensões dos gases na água circundante, 0,2 atm de O_2 e 0,8 atm de N_2 , o oxigênio no gás da bexiga ficava, portanto, enriquecido 200 vezes e o nitrogênio, 12,5 vezes. Antes de discutir como os gases podem ser secretados a tais pressões elevadas, será examinada uma questão mais simples: como eles são retidos e como pode ser evitada a perda deles, por difusão, através da bexiga natatória.

Tabela 10.10 Composição do gás secretado pela glândula de gás do bacalhau. A glândula foi recoberta por uma fina película plástica e estimulada a secretar gás. Bolhas com 0,5 µl foram coletadas e analisadas (Scholander, 1956).

	O ₂ (%)	CO ₂ (%)	N ₂ (%)
	81,1	8,6	10,3
	70,3	5,0	24,3
	76,6	15,8	7,6
	49,5	6,9	43,6
	61,1	6,8	32,1
	66,5	5,9	27,6
	30,1	13,9	56,0
	69,2	7,2	23,6
Média	63,1	8,8	28,1



PEIXE-BORBOLETA Raio X de um peixe-borboleta de focinho longo (*Chelmon rostratus*). A localização da bexiga natatória é claramente visível como a região translúcida, logo abaixo da coluna vertebral. O comprimento desse espécime é de cerca de 10 cm. (Cortesia de John Lundberg, Duke University.)

Como o gás é mantido dentro da bexiga natatória?

Como sempre, para a compreensão da função, deve-se conhecer um pouco da estrutura. Na parede da bexiga natatória da maior parte dos peixes, há uma glândula de gás, que se sobressai devido a sua coloração vermelho-vivo. Se a glândula de gás fosse irrigada com sangue arterial comum, que é proveniente das brânquias e, portanto, apresenta tensões gasosas em equilíbrio com a água, o sangue tenderia a dissolver os gases da bexiga e dispersá-los. Como isso pode ser evitado?

A glândula de gás é irrigada com sangue por meio de uma estrutura própria, conhecida como *rete mirabile* (no plural, *retia mirabilia*). A forma da rede e da glândula de gás variam entre as diferentes espécies, mas, em princípio, são como será descrito a seguir. Antes de a artéria alcançar a glândula de gás, divide-se em vasto número de capilares retos e paralelos, que podem se unir novamente em único vaso antes de atingir a glândula (Fig. 10.38). A veia da glândula divide-se igualmente em um número similar de capilares paralelos, que se distribuem de modo intercalado aos capilares arteriais e depois se unem para formar uma única veia.

A seguir, será visto como essa estrutura pode auxiliar a manter os gases dentro da bexiga natatória, uma

vez depositados no seu interior. O sistema é análogo ao permutador térmico de contracorrente das nadadeiras da baleia; a única diferença é que ele lida com gases dissolvidos. Suponha que a bexiga contenha gás sob uma pressão de 100 atm. À medida que o sangue venoso sai da bexiga, ele contém gases dissolvidos a essa alta pressão. Quando esse sangue penetra nos capilares venosos, apenas as paredes delgadas dos capilares separam-no do sangue dos capilares arteriais. Como consequência, os gases difundem-se através da parede para o sangue arterial. À medida que o sangue passa ao longo dos capilares venosos, perde progressivamente mais gás por difusão para os capilares arteriais. Ao final dos capilares venosos, quando o sangue está prestes a sair da rede, os capilares circunjacentes contêm sangue arterial, que é proveniente diretamente das brânquias e que não se encontra ainda enriquecido com gás adicional. O sangue venoso pode, portanto, perder gás até que entre em equilíbrio com o sangue arterial que chega (isto é, o sangue venoso que sai da rede não contém mais gás que o sangue arterial que entra).

Dessa maneira, a rede serve como uma armadilha para reter os gases na bexiga e impedir a perda deles para o sangue circulante. A rede é um sistema típico de

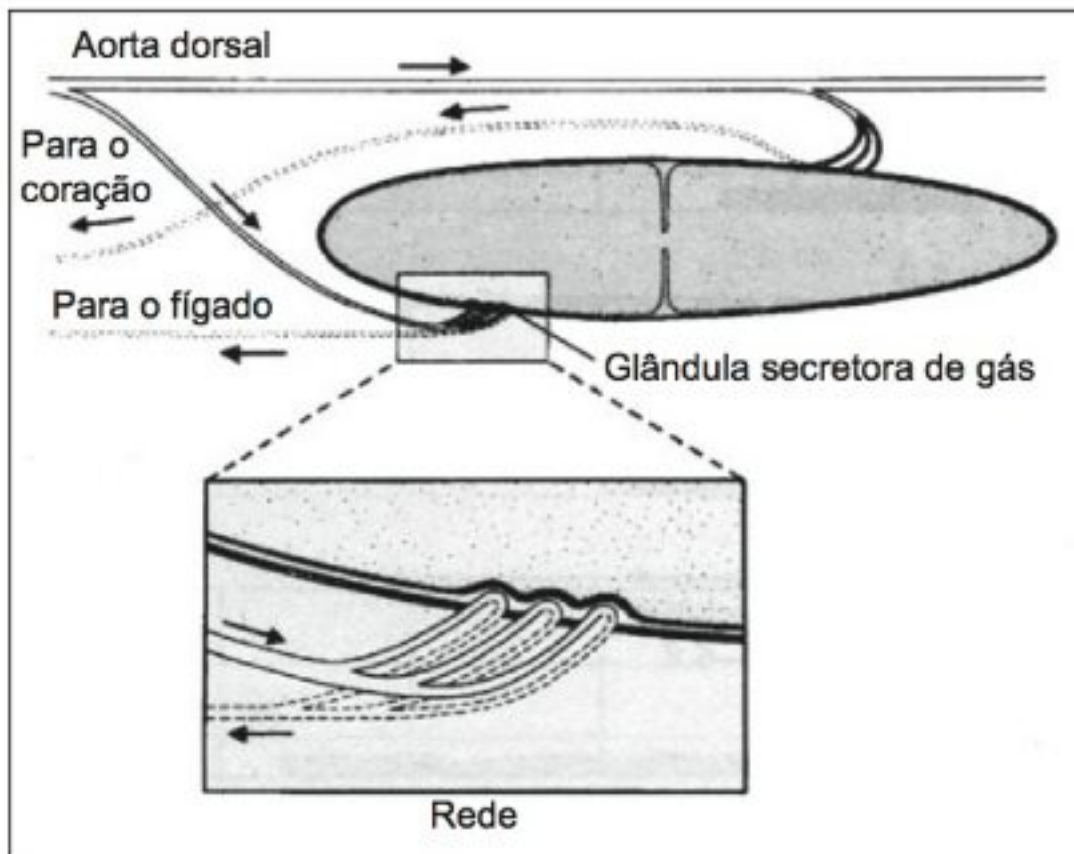


Fig. 10.38 Diagrama da circulação da bexiga natatória de um peixe. O sangue pode chegar à bexiga por meio de uma combinação de capilares paralelos, a rede, que irriga a glândula de gás, ou através de um vaso para a porção posterior, onde vasos sanguíneos delgados, espalhados por toda a parede, podem servir para a absorver os gases rapidamente. Quando gás está sendo secretado, os vasos que absorvem gás são ocluídos e não transportam sangue.

troca por contracorrente que depende da difusão passiva entre duas correntes líquidas que circulam em direções opostas. A troca de gases é facilitada por uma grande superfície (isto é, o grande número de capilares), por uma curta distância de difusão (isto é, a parede delgada dos capilares, que tem apenas uma fração de $1\ \mu\text{m}$ de espessura) e pelo comprimento dos capilares (que são excepcionalmente longos).

Algumas medidas trazem informações a esse respeito (Krogh, 1929). A rede de uma enguia comum pesou cerca de 65 mg e possuía em torno de 100.000 capilares arteriais e o mesmo número de capilares venosos. Os capilares tinham cerca de 4 mm de comprimento, perfazendo um comprimento total de 400 m para cada tipo de capilar. O diâmetro, como na maioria dos capilares, foi de 7 a $10\ \mu\text{m}$ e, por meio de cálculos aritméticos simples, a área total de superfície das paredes foi de mais de $100\ \text{cm}^2$ para cada tipo, todos com um volume de uma gota d'água. Esta grande área, portanto, encontra-se disponível para as trocas gasosas entre o sangue arterial e venoso.

Os capilares na rede da bexiga natatória são excepcionalmente longos, geralmente com vários milímetros de comprimento. Os capilares musculares, que estão entre os mais longos, têm apenas 0,5 mm de comprimento. Existe uma correlação evidente entre o comprimento da rede de capilares e a pressão dos gases na bexiga natatória. Aqueles peixes que vivem nas águas mais profundas e secretam gases sob pressões mais altas, apresentam os capilares mais longos. O recorde é o de um peixe de águas marinhas profundas, o *Bassozetus taenia*, que tem uma rede de capilares com o enorme comprimento de 25 mm (Marshall, 1960).

A eficácia da rede foi estimada por Scholander, que descobriu que as dimensões da rede seriam suficientes para a manutenção de pressões de mais de 4.000 atm na bexiga (Scholander, 1954). Os peixes que possuem bexigas natatórias, quase com certeza, não são achados abaixo de 5.000 m de profundidade (500 atm) e, portanto, deve-se concluir que a rede é mais do que adequada para impedir que o gás da bexiga seja dissipado e dissolvido no sangue. Como a rede depende inteiramente da difusão e não necessita de energia, ela se apresenta como solução bastante vantajosa para o problema.

A outra maneira pela qual o gás poderia escapar da bexiga seria por difusão através da parede. Como a pressão total do gás na bexiga é quase idêntica à pressão hidrostática na água onde vivem os peixes, as pressões parciais são inevitavelmente superiores às da água circundante. Normalmente, a pressão parcial do nitrogênio na água (e no sangue) é de 0,8 atm. Com respeito ao oxigênio, a pressão parcial na água e, portanto, no sangue, normalmente não excede a 0,2 atm. Por outro lado, a pressão parcial na bexiga natatória pode ser de várias centenas de atmosferas.

O conteúdo de água da parede da bexiga é tão elevado quanto em outros tecidos e, por esse motivo, poderia-se esperar que o oxigênio se difundisse para o exterior rapidamente. Entretanto, a difusibilidade do oxigênio é inesperadamente baixa, devido às múltiplas camadas de plaquetas muito finas de guanina cristalina, cada lâmina com uma espessura de apenas $0,02\ \mu\text{m}$. Essas lâminas delgadas formam uma barreira que impede a difusão de gases para fora, reduzindo a energia metabólica necessária para a secreção dos mesmos para dentro, a fim de que o volume da bexiga natatória seja mantido (Lapennas e Schmidt-Nielsen, 1977).

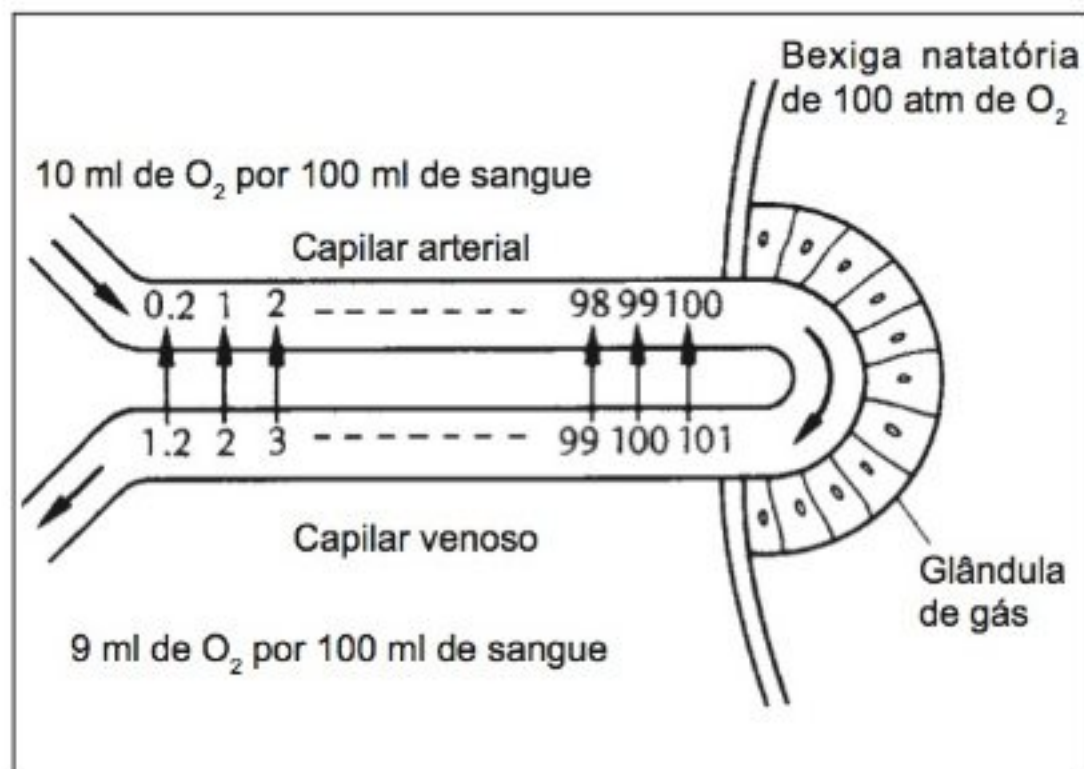


Fig. 10.39 Diagrama do sistema multiplicador de contracorrente da bexiga natatória dos peixes. Os numerosos capilares da rede são representados como uma única alça. À medida que a glândula de gás produz ácido láctico, a tensão de oxigênio aumenta no capilar venoso e o gás difunde-se para o capilar arterial, permanecendo deste modo dentro da alça. O sangue venoso, quando sai, contém menos oxigênio que o sangue arterial que chega.

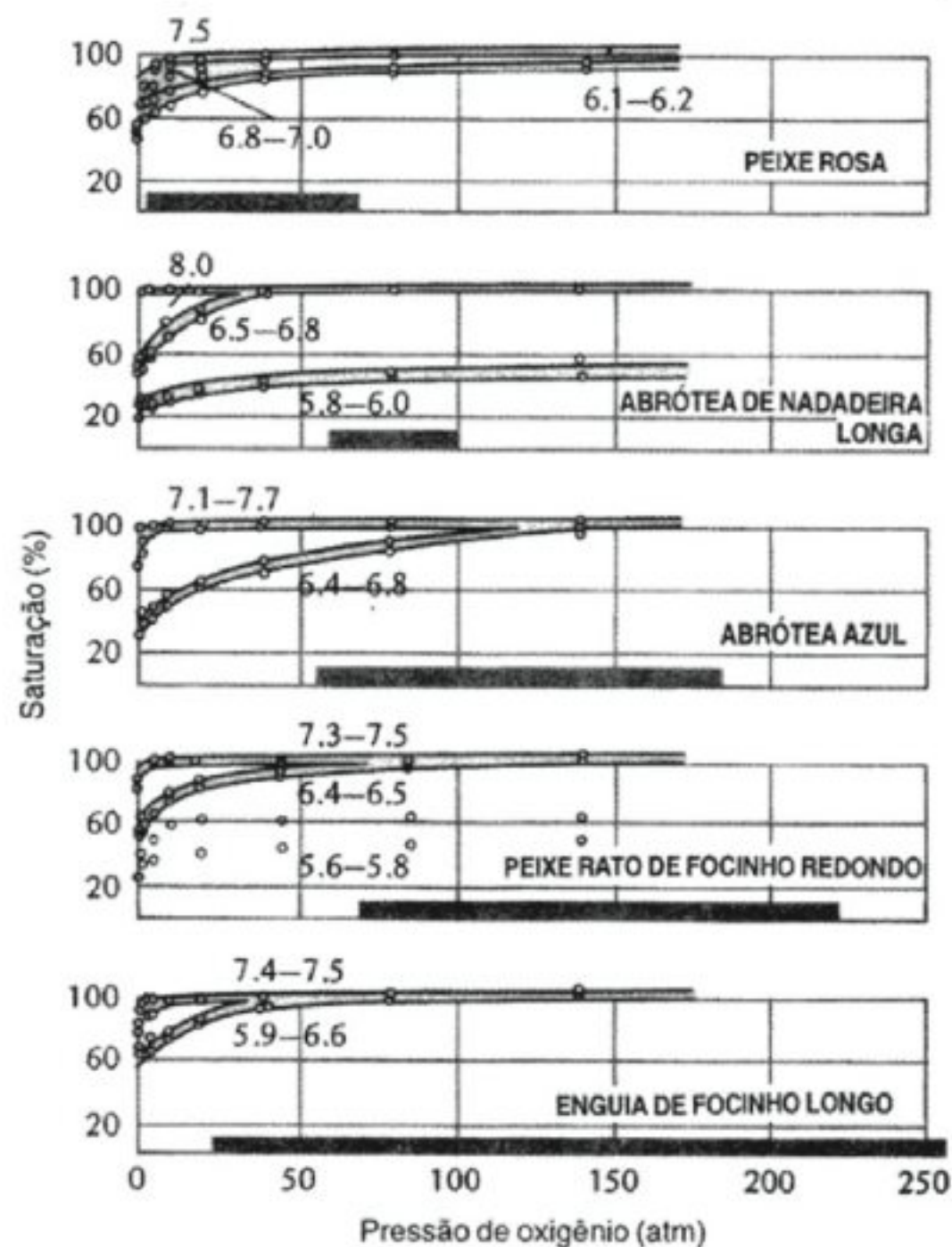


Fig. 10.40 As curvas de dissociação de oxigênio do sangue de peixes demonstram o efeito acentuado de ácido, conhecido como efeito *Root*. A curva superior em cada diagrama representa o sangue não-tratado a 4°C; na curva inferior de cada diagrama o ácido láctico foi acrescentado para propiciar o pH fixado para cada curva. A barra negra sobre a abscissa fornece o intervalo de profundidade no qual vivem os peixes. Observe que a abscissa fornece a pressão de oxigênio em atmosferas (Scholander e Van Dam, 1954).

Como o gás é secretado para dentro da bexiga natatória?

O problema da deposição de gás dentro da bexiga natatória a uma pressão elevada é mais difícil de ser resolvido que o problema de mantê-lo quando já se encontra no seu interior.

Inicialmente, será discutido o oxigênio, pois é o gás mais comumente secretado na bexiga. Esta discussão será baseada numa bexiga que já contenha oxigênio a uma alta pressão, p. ex. 100 atm (correspondendo a 1.000

m de profundidade), e admitindo-se que o gás adicional deva ser secretado contra essa enorme pressão. Como a tensão de oxigênio no sangue arterial proveniente das brânquias, na melhor das hipóteses equivale a da água circundante, a tensão do oxigênio arterial não será maior que 0,2 atm.

Considere o conteúdo de oxigênio do sangue, ao invés da tensão do gás. Se o oxigênio estiver sendo removido do sangue e secretado na bexiga natatória, o sangue venoso que sai da rede deverá conter menos oxigênio que

o sangue arterial que entra. Como um exemplo arbitrário, o sangue arterial contém 10 ml de O_2 por 100 ml de sangue e o venoso, 9 ml de O_2 por 100 ml, quando sai da rede. Na figura 10.39, na qual, por razões de simplificação, toda a estrutura da rede está representada por uma única alça, esses dois valores encontram-se à esquerda do diagrama. A diferença entre o sangue arterial e o venoso, 1 ml de O_2 por 100 ml de sangue, é o oxigênio que está sendo depositado na bexiga.

Suponha que a glândula de gás comece a produzir ácido láctico (que na realidade o faz quando ocorre secreção de gás) e que este entre no sangue, reduzindo a afinidade pelo oxigênio. Esse efeito do ácido é muito mais acentuado no sangue de peixes que no de mamíferos e é conhecido como *efeito Root*. O ácido láctico desloca o oxigênio da hemoglobina e a tensão desse gás no sangue que sai da bexiga torna-se, portanto, maior (Fig. 10.40). A tensão de oxigênio é maior no capilar venoso que no arterial, fazendo com que o oxigênio difunda-se para o capilar arterial. Isso prossegue, contanto que o ácido láctico continue sendo adicionado ao sangue venoso, que deixa a rede com menos oxigênio que o contido no sangue arterial que chega. Devido ao fluxo de contracorrente na rede, o ácido láctico tende a permanecer na alça, aumentando o seu efeito.

Nesse sistema, é importante fazer a clara distinção entre *quantidade* e *tensão*. A quantidade de oxigênio no sangue venoso que deixa a rede deve ser menor que a do sangue arterial que chega, porém, para que o oxigênio se difunda do capilar venoso para o arterial, a tensão de oxigênio deve ser maior no capilar venoso que no arterial. Esta tensão maior é causada pelo ácido produzido pela glândula de gás. Dessa maneira, o oxigênio é constantemente devolvido ao capilar arterial, acumulando-se gradualmente na alça, onde pode atingir concentrações muito elevadas. O modo como a glândula de gás funciona não é conhecido em detalhes, mas o sistema descrito acima explica como o sangue que entra na glândula pode ter concentrações muito elevadas de oxigênio.

O mecanismo descrito foi verificado experimentalmente por um pesquisador norueguês, John Steen, que conseguiu obter amostras sanguíneas diminutas da artéria e veia da rede em enguias que se encontravam no processo de secreção de oxigênio. Ele de fato observou que o sangue venoso tinha um *conteúdo* de oxigênio

diminuído, mas uma maior *tensão* de oxigênio, devido à produção de ácido láctico e dióxido de carbono na glândula de gás (Steen, 1963).

Pode-se perceber que a rede, quando secreta, é um sistema *multiplicador de contracorrente*. Uma pequena diferença na tensão de oxigênio entre o sangue arterial e venoso é multiplicada ao longo do comprimento dos capilares. Assim, quanto mais longos forem os capilares, maior será o efeito multiplicador. De novo, isso se encontra em concordância com a rede de capilares muito mais longa observada nos peixes de águas profundas. A multiplicação requer energia, como qualquer processo de transporte de substâncias contra um gradiente; neste caso, o ácido láctico liberado pela glândula de gás fornece a força motriz necessária.

O sistema descrito depende do uso do ácido para diminuir a afinidade da hemoglobina pelo oxigênio. Entretanto, o ácido não é a única substância que tem um efeito sobre os gases sanguíneos, qualquer soluto acrescentado ao sangue reduz a solubilidade dos gases. Isso pode ser chamado de *efeito salting-out*. Dessa maneira, o ácido láctico, além do seu *efeito Root*, também apresenta um efeito *salting-out* sobre os gases sanguíneos – não apenas sobre o oxigênio, mas também sobre outros gases, incluindo o nitrogênio. É possível que a concentração de cloreto de sódio também exerça um papel no mecanismo secretor, porque o efeito *salting-out* do NaCl é muito maior que o do ácido láctico (Gerth e Hemmingsen, 1982).

Como a adição de solutos reduz a solubilidade do nitrogênio, a rede funciona como um multiplicador para esse gás, bem como para o oxigênio, e dessa maneira pode ser explicado como um gás inerte é acumulado na bexiga natatória. Até que fosse compreendido o efeito *salting-out*, era muito difícil explicar como qualquer gás inerte poderia ser secretado. Já em 1934, Henri Koch chamou a atenção para essa possibilidade, porém, recebeu pouca atenção até o final dos anos 1960, quando suficiente acúmulo de trabalhos experimentais permitiu um melhor entendimento do funcionamento da rede como um sistema multiplicador de contracorrente.

O efeito *salting-out*, entretanto, não parece ser tão eficaz quanto o efeito Root. Estimativas minuciosas indicam que o efeito *salting-out*, junto com um acréscimo nos sais sanguíneos de 0,02 mol por litro, poderia resultar em uma concentração de nitrogênio de 25 atm;

mas, devido ao efeito Root, uma concentração de ácido láctico de apenas 0,005 mol por litro (como a observada em enguias quando secretam ativamente) poderia potencialmente produzir algo como 3.000 atm de oxigênio (Kuhn e col., 1963).

Um achado posterior parece ter colocado no lugar a última peça do quebra-cabeça. À medida que o ácido é adicionado ao sangue de peixes, o oxigênio é compelido a se deslocar da hemoglobina; o efeito é conhecido como um *efeito Root-off*. O inverso, quando o oxigênio novamente se liga à hemoglobina à medida que o pH aumenta, é conhecido como *efeito Root-on*. O achado interessante é que as velocidades de reação para os efeitos *Root-off* e *Root-on* são bastante diferentes. A metade do tempo para reação *off* é igual a 50 ms (a 23°C) e para ordem de 10 a 20 segundos para a reação *on*. O sangue no capilar arterial da rede, à medida que o ácido se difunde para o interior dela, rapidamente libera oxigênio. Porém, como o mesmo sangue circula no capilar venoso e o ácido láctico difunde-se para fora e para dentro do capilar arterial, o oxigênio não entra imediatamente em combinação com a hemoglobina, permanecendo como oxigênio dissociado. Em outras palavras, há a persistência de uma alta tensão de oxigênio. Conseqüentemente, o efeito *Root-on* lento permite que uma grande parte da hemoglobina saia do capilar venoso no estado desoxigenado, embora a tensão de oxigênio possa ainda ser bastante elevada (Berg e Steen, 1968).

Embora a função da rede como um sistema multiplicador de contracorrente esteja bem definida, a função do epitélio secretor da glândula de gás não foi bem estudada. Um dos problemas ainda não resolvidos é o modo como o gás é transferido do capilar para a fase gasosa propriamente dita da bexiga. A função do epitélio secretor neste processo não é conhecida.

Foi visto como o movimento dos animais é conseguido com o auxílio de vários mecanismos geradores de força. O princípio básico, o deslizamento entre microfilamentos adjacentes, parece ser um mecanismo universal para a produção de força. Em qualquer animal, exceto os menores, a locomoção depende de forças que atuam sobre elementos esqueléticos, um esqueleto hidráulico ou um rígido, que pode ser interno (p. ex., em vertebrados) ou externo (p. ex., em artrópodos). As adaptações dos animais à locomoção revelam muitos princípios interessantes de biomecânica, incluindo como

os animais aquáticos conseguem uma flutuabilidade neutra, evitando, assim, o gasto de energia para impedir que afundem.

Os assuntos a serem tratados a seguir estão relacionados ao controle e coordenação das muitas diferentes funções fisiológicas.

REFERÊNCIAS

- Alexander, R. McN. (1974) The mechanics of jumping by a dog (*Canis familiaris*). *J. Zool., Lond.* 173:549–573.
- Alexander, R. McN. (1983) *Animal Mechanics*, 2d ed. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 301 pp.
- Alexander, R. McN., and Vernon, A. (1975) The mechanics of hopping by kangaroos (Macropodidae). *J. Zool., Lond.* 177:265–303.
- Andersen, S. O., and Weis-Fogh, T. (1964) Resilin: A rubber-like protein in arthropod cuticle. *Adv. Insect Physiol.* 2:1–65.
- Baer, E., Hiltner, A., and Morgan, R. (1992) Biological and synthetic hierarchical composites. *Physics Today* 45(10) (October): 60–67.
- Bennet-Clark, H. C., and Lucey, E. C. A. (1967) The jump of the flea: A study of the energetics and a model of the mechanism. *J. Exp. Biol.* 47:59–76.
- Berg, H. C., and Anderson, R. A. (1973) Bacteria swim by rotating their flagellar filaments. *Nature, Lond.* 245:380–382.
- Berg, T., and Steen, J. B. (1968) The mechanism of oxygen concentration in the swim-bladder of the eel. *J. Physiol.* 195:631–638.
- Blum, J. J., and Lubliner, J. (1973) Biophysics of flagellar motility. *Annu. Rev. Biophys. Biomed. Engin.* 2:181–219.
- Bone, Q. (1966) On the function of the two types of myotomal muscle fibre in elasmobranch fish. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 46:321–349.
- Borel, J. P., and Randoux, A. (1985) Methodological approach to the primary structure of collagen. *Front. Matrix Biol.* 10:1–58.
- Buller, A. J., Eccles, J. C., and Eccles, R. M. (1960) Interactions between motoneurons and muscles in respect to the characteristic speeds of their responses. *J. Physiol.* 150:417–439.
- Buller, A. J., and Lewis, D. M. (1964) The rate of rise of tension in isometric tetani of cross-innervated mammalian skeletal muscles. *J. Physiol.* 170:67P–68P.

- Burke, R. E., Levine, D. N., Zajack, F. E., III, Tasiris, P., and Engel, W. K. (1971) Mammalian motor units: Physiological-histochemical correlation in three types in cat gastrocnemius. *Science* 174:709–712.
- Cavagna, G. A., Saibene, F. P., and Margaria, R. (1964) Mechanical work in running. *J. Appl. Physiol.* 19:249–256.
- Cooper, S., and Eccles, J. C. (1930) The isometric responses of mammalian muscles. *J. Physiol.* 69:377–385.
- Daniel, T. L. (1995) Invertebrate swimming: integrating internal and external mechanics. In *Biological Fluid Dynamics* C. P. Ellington and T. J. Pedley (eds) pp. 61–89. Company of Biologists, Limited.
- Dathe, H. H., and Oehme, H. (1978) Typen des Rüttelfluges der Vögel. *Biol. Zbl.* 97:299–306.
- Dawson, T. J., and Taylor, C. R. (1973) Energetic cost of locomotion in kangaroos. *Nature, Lond.* 246:313–314.
- DeMont, M. E., and Gosline, J. M. (1988) Mechanics of jet propulsion in the hydromedusan jellyfish, *Polyorchis pincillatus*. III. A natural resonating bell and the importance of a resonant phenomenon in the locomotor structure. *J. Exp. Biol.* 134:347–361.
- Denton, E. J. (1971) Examples of the use of active transport of salts and water to give buoyancy in the sea. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 262:277–287.
- Denton, E. J., and Gilpin-Brown, J. B. (1959) On the buoyancy of the cuttlefish. *Nature, Lond.* 184:1330–1332.
- Denton, E. J., and Gilpin-Brown, J. B. (1961) The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 41:365–381.
- Denton, E. J., and Gilpin-Brown, J. B. (1965) On the buoyancy of the pearly Nautilus. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 46:723–759.
- Denton, E. J., Gilpin-Brown, J. B., and Shaw, T. L. (1969) A buoyancy mechanism found in cranchid squid. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 174:271–279.
- Dudley, R., and Ellington, C. P. (1990) Mechanics of forward flight in bumblebees. II. Quasisteady lift and power requirements. *J. Exp. Biol.* 148:53–88.
- Edvinsson, L., and Uddman, R. (1993) *Vascular Innervation and Receptor Mechanisms: New Perspectives*. New York: Academic Press. 475 pp.
- Ellington, C. P. (1995) Unsteady aerodynamics of insect flight. In *Biological Fluid Dynamics* C. P. Ellington and T. J. Pedley (eds) pp. 109–129. Company of Biologists, Limited.
- Engel, A. G., and Franzini-Armstrong, C. (1994) *Myology*. vol 2. New York: McGraw-Hill, pp. 1131–1938.
- Evans, M. E. G. (1972) The jump of the click beetle (Coleoptera: Elateridae): A preliminary study. *J. Zool., Lond.* 167:319–336.
- Evans, M. E. G. (1973) The jump of the click beetle (Coleoptera: Elateridae): Energetics and mechanics. *J. Zool., Lond.* 169:181–194.
- Gerth, W. A., and Hemmingsen, E. A. (1982) Limits of gas secretion by the salting-out effect in the fish swimbladder rete. *J. Comp. Physiol.* 146:129–136.
- Gillis, J. M., Cao, M. L., and Godfraind-de Becker, A. (1988) Density of myosin filaments in the rat annococcygeus muscle, at rest and in contraction. *J. Muscle Res. Cell Motil.* 9:18–28.
- Gilmour, K. M., and Ellington, C. P. (1993) *In vivo* muscle length changes in bumblebees and the *in vitro* effects on work and power. *J. Exp. Biol.* 183:101–113.
- Gosline, J. M., and Shadwick, R. E. (1983) The role of elastic energy storage mechanisms in swimming: an analysis of mantle elasticity in escape jetting in the squid, *Loligo opalescens*. *Can. J. Zool.* 61:1421–1431.
- Gray, J., and Lissmann, H. W. (1938) Studies in animal locomotion. 7. Locomotory reflexes in the earthworm. *J. Exp. Biol.* 15:506–517.
- Greenewalt, C. H. (1975) The flight of birds: The significant dimensions, their departure from the requirements for dimensional similarity, and the effect on flight aerodynamics of that departure. *Trans. Am. Philos. Soc. (new series)* 65(4):1–67.
- Greenwald, L., Cook, C. B., and Ward, P. D. (1982) The structure of the chambered nautilus siphuncle: The siphuncular epithelium. *J. Morphol.* 172:5–22.
- Greenwald, L., Ward, P. D., and Greenwald, O. E. (1980) Cameral liquid transport and buoyancy control in chambered nautilus (*Nautilus macromphalus*). *Nature, Lond.* 286:55–56.
- Gross, F., and Zeuthen, E. (1948) The buoyancy of plankton diatoms: A problem of cell physiology. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 135:382–389.
- Hall-Craggs, E. C. B. (1965) An analysis of the jump of the lesser galago (*Galago senegalensis*). *J. Zool.* 147:20–29.
- Harris, A. K. (1994) Locomotion of tissue culture cells considered in relation to ameboid locomotion. *Int. Rev. Cytol.* 150:35–68.
- Hersey, J. B., Backus, R. H., and Hellwig, J. (1962) Sound-scattering spectra of deep scattering layers in the western North Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* 8:196–210.
- Hirst, M. (1977) America's man-powered prizewinner. *Flight Int.* 112:1253–1256.

- Hoyle, G. (1955) Neuromuscular mechanisms of a locust skeletal muscle. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 143:343–367.
- Hoyle, G. (1957) *Comparative Physiology of the Nervous Control of Muscular Contraction*. Cambridge: Cambridge University Press. 147 pp.
- Huxley, H. E. (1969) The mechanism of muscular contraction. *Science* 164:1356–1366.
- Huxley, H. E. (1973) Muscular contraction and cell motility. *Nature, Lond.* 243:445–449.
- Huxley, H. E., Stewart, A., Sosa, H., and Irving, T. (1994) X-ray diffraction measurements of the extensibility of actin and myosin filaments in contracting muscle. *Biophys. J.* 67:2411–2421.
- Jahn, T. L., Landman, M. D., and Fonseca, J. R. (1964) The mechanism of locomotion of flagellates. 2. Function of the mastigonemes of *Ochromonas*. *J. Protozool.* 11:291–296.
- Josephson, R. K. (1985) Mechanical power output from striated muscles during cyclic contraction. *J. Exp. Biol.* 114:493–512.
- Jayne, B. C., and Lauder, G. V. (1995) Speed effects on midline kinematics during steady undulatory swimming of large-mouth bass, *Micropterus salmoides*. *J. Exp. Biol.* 198:585–602.
- Ker, R. F., Dimery, N. J., and Alexander, R. McN. (1986) The role of tendon elasticity in hopping in a wallaby (*Macropus rufogriseus*). *J. Zool., London.* 208:417–428.
- Kesseler, H. (1966) Beitrag zur Kenntnis der chemischen und physikalischen Eigenschaften des Zellsaftes von *Noctiluca miliaris*. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven* 2:357–368.
- Kier, W. M. (1987) The Functional Morphology of the Tentacle Musculature of *Nautilus pompilius*. In *Nautilus* (W. B. Saunders and N. H. Landman, eds.), pp. 257–269. New York: Plenum.
- Koch, H. (1934) L'Emission de gaz dans la vésicule gazeuse des poissons. *Rev. Quest. Sci.* 26:385–409.
- Krogh, A. (1929) *The Anatomy and Physiology of Capillaries*, 2d ed. New Haven: Yale University Press. 422 pp.
- Kuffler, S. W., and Williams, E. M. V. (1953a) Small-nerve junctional potentials: The distribution of small motor nerves to frog skeletal muscle, and the membrane characteristics of the fibres they innervate. *J. Physiol.* 121:289–317.
- Kuffler, S. W., and Williams, E. M. V. (1953b) Properties of the “slow” skeletal muscle fibres of the frog. *J. Physiol.* 121:318–340.
- Kuhn, W., Ramel, A., Kuhn, H. J., and Marti, E. (1963) The filling mechanism of the swimbladder: Generation of high gas pressures through hairpin counter-current multiplication. *Experientia* 19:497–511.
- Lapennas, G. N., and Schmidt-Nielsen, K. (1977) Swimbladder permeability to oxygen. *J. Exp. Biol.* 67:175–196.
- Levine, R. J. C., Elfvin, M., Dewey, M. M., and Walcott, B. (1976) Paramyosin in invertebrate muscles. 2. Content in relation to structure and function. *J. Cell. Biol.* 71:273–279.
- Lighthill, J. (1974) *Aerodynamic Aspects of Animal Flight*. Fluid Science Lecture, British Hydromechanics Research Association. 30 pp.
- Lowy, J., Millman, B. M., and Hanson, J. (1964) Structure and function in smooth tonic muscles of lamellibranch molluscs. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 160:525–536.
- Ludwig, G. D., Blakemore, W. S., and Drabkin, D. L. (1957) Production of carbon monoxide and bile pigment by haemin oxidation. *Biochem. J.* 66:38P.
- Lutz, G., and Rome, L. C. (1994) Built for jumping: the design of the frog muscular system. *Science* 263:370–372.
- Machin, K. E. (1958) Wave propagation along flagella. *J. Exp. Biol.* 35:796–806.
- Marshall, N. B. (1960) Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Discovery Rep.* 31:1–122.
- Mommsen, T. P., Ballantyne, J., MacDonald, D., Gosline, J., and Hochachka, P. W. (1981) Analogues of red and white muscle in squid mantle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 78:3274–3278.
- Motokawa, T. (1984) Connective tissue catch in echinoderms. *Biol. Rev.* 59:255–270.
- Murphy, R. A. (1988) Muscle cells of hollow organs. *News Physiol. Sci.* 3:124–128.
- Parry, D. A., and Brown, R. H. J. (1959a) The hydraulic mechanism of the spider leg. *J. Exp. Biol.* 36:423–433.
- Parry, D. A., and Brown, R. H. J. (1959b) The jumping mechanism of salticid spiders. *J. Exp. Biol.* 36:654–664.
- Peachey, L. D. (1965) The sarcoplasmic reticulum and transverse tubules of the frog's sartorius. *J. Cell Biol.* 25:209–231.
- Phleger, C. F. (1971) Pressure effects on cholesterol and lipid synthesis by the swimbladder of an abyssal *Coryphaenoides* species. *Am. Zool.* 11:559–570.
- Pickwell, G. V., Barham, E. G., and Wilson, J. W. (1964) Carbon monoxide production by a bathypelagic siphonophore. *Science* 144:860–862.
- Pollard, T. D. (1977) Cytoplasmic contractile proteins. In *International Cell Biology* (B. R. Brinkley and K. R. Porter, eds.), pp. 378–387. New York: Rockefeller University Press.
- Pringle, J. W. S. (1949) The excitation and contraction of the flight muscles of insects. *J. Physiol.* 108:226–232.

- Pringle, J. W. S. (1957) *Insect Flight*. Cambridge: Cambridge University Press. 132 pp.
- Pugh, L. G. C. E. (1959) Carbon monoxide content of the blood and other observations on Weddell seals. *Nature, Lond.* 183:74–76.
- Pugh, L. G. C. E. (1971) The influence of wind resistance in running and walking and the mechanical efficiency of work against horizontal or vertical forces. *J. Physiol.* 213:255–276.
- Rayner, J. M. V. (1995) Dynamics of the vortex wakes of flying and swimming vertebrates. In *Biological Fluid Dynamics* C. P. Ellington and T. J. Pedley (eds) pp. 131–155. Company of Biologists, Limited.
- Rayner, M. D., and Kennan, M. J. (1967) Role of red and white muscles in the swimming of the skipjack tuna. *Nature, Lond.* 214:392–393.
- Ridgway, E. B., and Ashley, C. C. (1967) Calcium transients in single muscle fibers. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 29:229–234.
- Rikmenspoel, R. (1965) The tail movement of bull spermatozoa: Observations and model calculations. *Biophys. J.* 5:365–392.
- Rikmenspoel, R., Sinton, S., and Janick, J. J. (1969) Energy conversion in bull sperm flagella. *J. Gen. Physiol.* 54:782–805.
- Roberts, A. M. (1981) Hydrodynamics of Protozoan Swimming. In *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, 2nd ed. vol. 4 (M. Levandowsky and S. H. Hunter, eds.), pp. 5–66. New York: Plenum.
- Rothschild, M., Schlein, Y., Parker, K., and Sternberg, S. (1972) Jump of the oriental rat flea *Xenopsylla cheopsis* (Roths) *Nature, Lond.* 239:45–48.
- Rüegg, J. C. (1971) Smooth muscle tone. *Physiol. Rev.* 51:201–248.
- Schmidt-Nielsen, S., Flood, A., and Stene, J. (1934) On the size of the liver of some gristly fishes, their content of fat and vitamin A. *Kongelige Norske Videnskabers Selskab Forhandlinger* 7:47–50.
- Scholander, P. F. (1954) Secretion of gases against high pressures in the swimbladder of deep sea fishes. 2. The rete mirabile. *Biol. Bull.* 107:260–277.
- Scholander, P. F. (1956) Observations on the gas gland in living fish. *J. Cell. Comp. Physiol.* 48:523–528.
- Scholander, P. F., and Van Dam, L. (1954) Secretion of gases against high pressures in the swimbladder of deep sea fishes. 1. Oxygen dissociation in blood. *Biol. Bull.* 107:247–259.
- Seymour, M. K. (1971) Burrowing behaviour in the European lugworm *Arenicola marina* (Polychaeta: Arenicolidae). *J. Zool.* 164:93–132.
- Sleigh, M. A. (1968) Patterns of ciliary beating. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 22:131–150.
- Sleigh, M. A. (1974) *Cilia and Flagella*. London: Academic Press. 500 pp.
- Sleigh, M. A. (1977) Fluid propulsion by cilia and flagella. In *Comparative Physiology: Water, Ions and Fluid Mechanics* (K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis, and S. H. P. Maddrell, eds.), pp. 255–265. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, K. K., and Kier, W. M. (1989) Trunks, tongues, and tentacles: moving with skeletons of muscle. *Amer. Scient.* 77:28–35.
- Sotavalta, O. (1953) Recordings of high wing-stroke and thoracic vibration frequency in some midges. *Biol. Bull.* 104:439–444.
- Squire, J. M. (1975) Muscle filament structure and muscle contraction. *Annu. Rev. Biophys. Biomed. Engin.* 4:137–163.
- Steen, J. B. (1963) The physiology of the swimbladder in the eel *Anguilla vulgaris*. 3. The mechanism of gas secretion. *Acta. Physiol. Scand.* 59:221–241.
- Stolpe, M., and Zimmer, K. (1939) Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm. *J. Ornithol.* 87:136–155.
- Taylor, C. R., Caldwell, S. L., and Rowntree, V. J. (1972) Running up and down hills: Some consequences of size. *Science* 178:1096–1097.
- Thys, H., Cavagna, G. A., and Margaria, R. (1975) The role played by elasticity in an exercise involving movements of small amplitude. *Pflügers Arch.* 354:281–286.
- Thys, H., Faraggiana, T., and Margaria, R. (1972) Utilization of muscle elasticity in exercise. *J. Appl. Physiol.* 32:491–494.
- Tucker, V. A. (1973) Bird metabolism during flight: Evaluation of a theory. *J. Exp. Biol.* 58:689–709.
- Twarog, B. M. (1979) The nature of catch and its control. In *Mobility in Cell Function: Proceedings of the First John M. Marshall Symposium in Cellular Biology* (F. A. Pepe, J. W. Sanger, and V. T. Nachmias, eds.), pp. 213–241. New York: Academic Press.
- Usherwood, P. N. R. (1967) Insect neuromuscular mechanisms. *Am. Zool.* 7:553–582.
- Wainwright, S. A., Vosburgh, F., and Hebrank, J. H. (1978) Shark skin: function in locomotion. *Science* 202:747–749.
- Watabe, S., and Hartshorne, D. J. (1990) Paramyosin and the catch mechanism. *Comp. Biochem. Physiol.* 96B:639–646.
- Westneat, M. W., Hoese, W., Pell, C. A., and Wainwright, S. A. (1993) The horizontal septum: mechanisms of force transfer in locomotion of scombrid fishes (Scombridae: Perciformes). *J. Morph.* 217:183–204.

Weis-Fogh, T. (1960) A rubber-like protein in insect cuticle. *J. Exp. Biol.* 37:889–907.

Weis-Fogh, T. (1973) Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. *J. Exp. Biol.* 59:169–230.

Weis-Fogh, T. (1976) Energetics and aerodynamics of flapping flight: A synthesis. In *Insect Flight* (R. C. Rainey, ed.), pp. 48–72, New York: Wiley.

Westneat, M. W., Hoese, W., Pell, C. A., and Wainwright, S. A. (1993) The horizontal septum: mechanisms of force transfer in locomotion of scombrid fishes (Scombridae: Perciformes). *J. Morph.* 217:183–204.

Wiersma, C. A. G. (1961) The neuromuscular system. In *The Physiology of Crustacea*, vol. II (T. H. Waterman, ed.), pp. 191–240. New York: Academic Press.

Wittenberg, J. B. (1958) The secretion of inert gas into the swimbladder of fish. *J. Gen. Physiol.* 41:783–804.

Wittenberg, J. B. (1960) The source of carbon monoxide in the float of the Portuguese man-of-war, *Physalia physalis*. L. *J. Exp. Biol.* 37:698–705.

LEITURAS COMPLEMENTARES

Alexander, R. McN. (1983) *Animal Mechanics*, 2d ed. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 301 pp.

Alexander, R. McN. (1988) *Elastic Mechanisms in Animal Movement*. Cambridge: Cambridge University Press. 141 pp.

Alexander, R. McN., and Goldspink, G. (eds.) (1977) *Mechanics and Energetics of Animal Locomotion*. London: Chapman & Hall. 346 pp.

American Society of Zoologists (1978) Skeletal muscle tissue. *Am. Zool.* 18:97–166.

American Society of Zoologists (1984) Biomechanics: Symposium. *Am. Zool.* 24:1–134.

American Society of Zoologists (1987) Muscle fiber typing as a bioassay of nerve-muscle interaction: Comparison of arthropod and vertebrate systems. *Am. Zool.* 27:975–1098.

Blake, J. R., and Sleight, M. A. (1974) Mechanics of ciliary locomotion. *Biol. Rev.* 49:85–125.

Blaxter, J. H. S., and Tytler, P. (1978) Physiology and function of the swimbladder. *Adv. Comp. Physiol. Biochem.* 7:311–367.

Bray, D., and White, J. G. (1988) Cortical flow in animal cells. *Science* 239:883–888.

Currey, J. D. (1984) *The Mechanical Adaptations of Bones*. New Jersey: Princeton University Press. 294 pp.

Day, M. H. (ed.) (1981) *Vertebrate Locomotion*. Symposium of the Zoological Society of London, No. 48. London: Academic Press. 471 pp.

Denton, E. J. (1974) On buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. *Proc. R. Soc. London B.* 185:273–299.

Engel, A. G., and Franzini-Armstrong, C. (1994) *Myology*, 2d ed., 2 vols. New York: McGraw-Hill. 1937 pp.

Fänge, R. (1983) Gas exchange in fish swim bladder. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 97:111–158.

Hill, A. V. (1965) *Trails and Trials in Physiology: A Bibliography 1909–1964; with Reviews of Certain Topics and Methods and a Reconnaissance for Further Research*. London: Edward Arnold. 374 pp.

Hill, A. V. (1970) *First and Last Experiments in Muscle Mechanics*. Cambridge: Cambridge University Press. 141 pp.

Hochachka, P. W. (1994) *Muscles as Metabolic Machines*. Boca Raton, FL: CRC Press. 158 pp.

Hoyle, G. (1983) *Muscles and Their Neural Control*. New York: Wiley. 689 pp.

Jones, J. H. (ed.) (1994) *Comparative Vertebrate Exercise Physiology: Phyletic Adaptations*. New York: Academic Press. 236 pp.

Jones, J. H. (ed.) (1994) *Comparative Vertebrate Exercise Physiology: Unifying Physiological Principles*. New York: Academic Press. 291 pp.

Lighthill, M. J. (1969) Hydromechanics of aquatic animal propulsion. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 1:413–446.

Margaria, R. (1976) *Biomechanics and Energetics of Muscular Exercise*. London: Oxford University Press. 146 pp.

McMahon, T. A. (1984) *Muscles, Reflexes, and Locomotion*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 331 pp.

Nachtigall, W. (1974) Locomotion: Mechanics and hydrodynamics of swimming in aquatic insects. In *The Physiology of Insecta*, 2d ed., vol. 3 (M. Rockstein, ed.), 381–432. New York: Academic Press.

Nimni, M. (ed.) (1988) *Collagen*, 3 vols. Boca Raton, FL: CRC Press.

Pedley, T. J. (ed.) (1977) *Scale Effects in Animal Locomotion*. London: Academic Press. 545 pp.

Rainey, R. C. (ed.) (1976) *Insect Flight*. New York: Wiley. 287 pp.

- Sleigh, M. A. (ed.) (1974) *Cilia and Flagella*. London: Academic Press. 500 pp.
- Sweeny, H. L. (ed.) (1996) Special topic: molecular motors of eukaryotic cells. *Ann. Rev. Physiol.* 58:669–792.
- Treherne, J. E. (ed.) (1985) Design and performance of muscular systems. *J. Exp. Biol.* 115:1–412.
- Twarog, B. M., Levine, R. J. C., and Dewey, M. M. (eds.) (1982) *Basic Biology of Muscles: A Comparative Approach*. Society of General Physiology Series, vol. 37. New York: Raven Press. 406 pp.
- Vogel, S. (1981) *Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow*. Boston: Willard Grant Press. 352 pp.
- Vogel, S. (1988) *Life's Devices: The Physical World of Animals and Plants*. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press. 367 pp.
- Wainwright, S. A., Biggs, W. D., Currey, J. D., and Gosline, J. M. (1976) *Mechanical Design in Organisms*. New York: Wiley. 423 pp.
- Wu, T. Y.-T., Brokaw, C. J., and Brennen, C. (eds.) (1975) *Swimming and Flying in Nature*, vols. 1 and 2. New York: Plenum Press. 1005 pp.

Os processos fisiológicos, naturalmente, necessitam ser controlados e não devem funcionar de modo disparatado. Nos capítulos precedentes, com frequência foram mencionados regulação e controle, porém, seus mecanismos de regulação não foram discutidos.

Regulação significa o ajuste de uma quantidade, concentração, taxa ou de alguma outra variável, geralmente a fim de que um nível desejado seja atingido ou mantido. Por exemplo, admitimos instintivamente que a respiração deva fornecer oxigênio à taxa em que é usado pelo organismo. De modo semelhante, todos os processos fisiológicos devem ser controlados e integrados.

Integração significa a união de partes. Em fisiologia, esta palavra abrange o controle de todos os componentes funcionais, incorporados em um organismo que opera de forma integrada, onde nenhum processo isolado pode ocorrer a um ritmo independente.

As funções fisiológicas podem ser controladas por *hormônios* ou pelo *sistema nervoso*, mas há duas diferenças fundamentais: uma está relacionada à

velocidade de ação e a outra, ao *tamanho do alvo*.

A rápida reação dos músculos esqueléticos depende de impulsos nervosos que são transmitidos a velocidades de até 100 metros por segundo; logo, o tempo de resposta é de apenas poucos milissegundos. Em contraste, um hormônio não produz efeito até que atinja o alvo, que geralmente se dá por meio do sangue circulante. O tempo mínimo de reação é, portanto, de segundos ou minutos, ou até mais.

A segunda diferença importante refere-se ao tamanho do alvo e à precisão do controle. Um axônio em um nervo motor age apenas sobre um único músculo ou uma porção dele, sem afetar outros músculos. Os hormônios, por outro lado, agem em todas as células sensíveis atingidas, órgãos inteiros, ou sistemas de órgãos.

No entanto, existem conexões muito mais próximas entre os sistemas nervoso e endócrino do que anteriormente se supunha. O sistema nervoso regula muitas funções endócrinas e é também um importante produtor de hormônios.

Inicialmente, discutiremos o significado de controle.

CONTROLE E TEORIA DO CONTROLE

Os mecanismo de controle responsável pela manutenção do estado de equilíbrio nos organismos vivos constituem um dos principais capítulos da fisiologia e é conveniente examinar seu funcionamento à luz da teoria de controle simples. Por exemplo, aves e mamíferos mantêm temperatura central aproximadamente constante, apesar das amplas variações na temperatura externa e na produção interna de calor. Essa regulação da temperatura corpórea é realizada com o auxílio de um sistema de controle complexo.

Considerações teóricas

Na engenharia, os sistemas de controle são tão importantes que a teoria de controle e planejamento formam um ramo de estudo independente, com seus termos e abordagem teórica próprios. Em fisiologia, isso é importante por duas razões: (1) muitos termos antigos confusos e mal definidos foram substituídos por conceitos exatos e bem definidos, e (2) a teoria de controle resultou em uma definição mais precisa dos componentes dos mecanismos fisiológicos de controle e em uma melhor compreensão das relações entre as partes constituintes.

Retroalimentação (*feedback*)

Examinemos um sistema conhecido de controle, o termostato que regula a temperatura em uma casa ou em um banho-maria. Esse e todos os outros sistemas de controle agem sobre uma *variável controlável* (nesse caso, a temperatura) que é mantida dentro de um intervalo limitado, em torno do valor desejado. Uma medida do valor da variável controlada é comparada ao valor desejado, o *ponto de ajuste*, que é feito por um detector de erro, que fornece um sinal que, por sua vez, ativa um mecanismo de controle, resultando na correção necessária.

Se o que se deseja é manter uma temperatura “constante” em um banho-maria, pode-se fazer uso do sistema apresentado na figura 11.1, que é quase auto-explicativo. Um indivíduo A decide acrescentar uma quantidade de calor ao banho-maria ao acionar um interruptor elétrico, causando, portanto, a elevação de temperatura. Um termômetro dá a indicação da temperatura da água. Um indivíduo B, que é o responsável, já avisou A qual a tem-

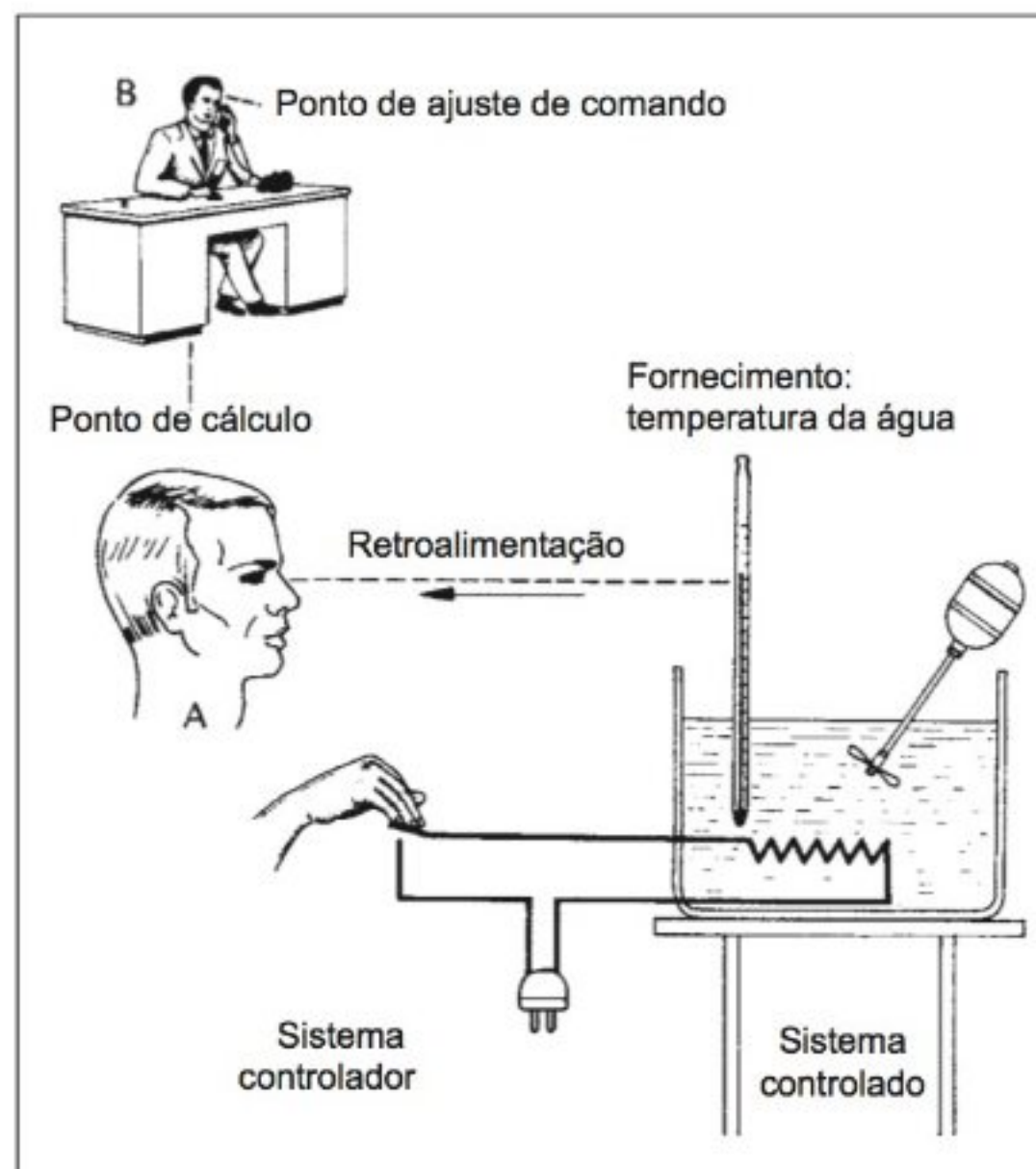


Fig. 11.1 Diagrama de um banho-maria com controle de temperatura, que compreende um sistema controlador e um comando. Ver texto para mais detalhes.

peratura, ou ponto de ajuste, que deseja que seja mantida no banho-maria. Se a temperatura da água ficar abaixo do ponto de ajuste, A poderá acionar o interruptor para elevar a temperatura da água. Pelo termômetro, ele pode verificar quando a temperatura da água atingiu o nível desejado e, então, interromper novamente o contato.

É claro que A pode ser substituído por um mecanismo automático, um termostato semelhante àquele que controla o sistema de aquecimento central em uma casa. Todo o sistema pode ser representado pelo diagrama da figura 11.2a. As informações acerca do que o sistema fornece, neste caso a temperatura da água, é retroalimentada junto ao termostato de modo que a ação apropriada seja realizada a fim de corrigir qualquer alteração na temperatura da água e mantê-la no nível desejado. Isto é conhecido como retroalimentação (*feedback*), um termo usado quando se compara a condição da unidade de saída do sistema de controle com o ponto de ajuste. Nesse caso, uma elevação na temperatura da água é corrigida por uma diminuição no fornecimento de energia

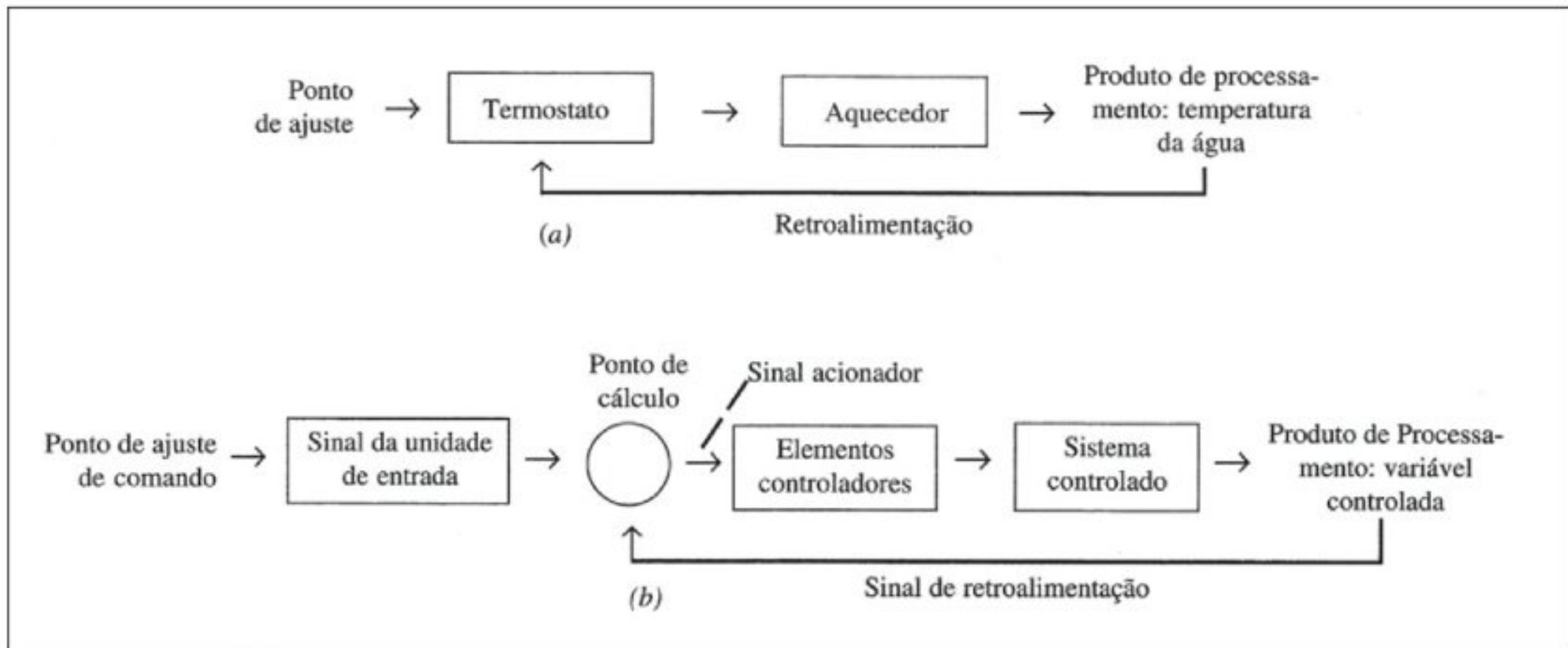


FIG. 11.2 Diagramas do (a) sistema de controle, representado na figura 11.1 e (b) um sistema de controle que compreende os termos mais comumente utilizados na teoria de controle.

térmica. Isso é denominado *retroalimentação negativa*, um termo utilizado quando um desvio é compensado por uma ação corretiva, em direção contrária.

Para o prosseguimento da discussão, convém ampliar um pouco o diagrama e introduzir termos padronizados, utilizados pelos engenheiros de sistemas de controle (Fig. 11.2b).

Um sistema de retroalimentação negativa típico é conhecido como um *sistema de controle de circuito completo*, um termo cujo significado fica evidente pelo diagrama. O sinal da variável controlada é retroalimentado no sistema, formando um circuito fechado.

Para ficar completo, deve-se também mencionar os *sistemas de circuitos abertos*, embora sejam menos importantes na regulação fisiológica. Admita que um forno doméstico possui um suprimento variável de combustível, ajustado de forma que uma diminuição na temperatura externa aumente o seu fluxo de combustível. O sistema pode ser cuidadosamente ajustado de modo que uma diminuição na temperatura externa forneça precisamente a quantidade de combustível necessária para manter a temperatura ambiente constante.

Nesse exemplo, a unidade de entrada é a temperatura externa e o produto de processamento na unidade de saída corresponde ao calor fornecido pelo forno. Entretanto, se ocorrer um distúrbio no sistema precisamente calibrado (p. ex., um vento forte), uma maior quantidade de calor

será dissipada da casa, mas o forno não fornecerá uma quantidade adicional de calor e a temperatura ambiente diminuirá. Neste sistema, não há retroalimentação, é um *sistema de controle de circuito aberto*.

A retroalimentação negativa serve para reduzir a diferença entre o produto de processamento e o valor desejado; o termostato é um bom exemplo. E a *retroalimentação positiva*? Existe? Tem alguma relevância em biologia?

A seguinte situação foi proposta por um colega meu, Steven Vogel, como uma ilustração de retroalimentação positiva. Suponha que um casal possua cobertores elétricos individuais, cada qual termostaticamente controlado por meio de retroalimentação negativa. O marido prefere que o cobertor esteja um pouco mais frio e a mulher, a uma temperatura mais alta. Agora, admita que os termostatos sejam inadvertidamente trocados; o marido regula o “seu” termostato à sua temperatura baixa preferida e sua esposa, que sente que seu cobertor está mais frio do que é de seu agrado, regula o “seu” termostato para que ocorra um maior aquecimento. O marido rapidamente acha que o seu cobertor está muito quente e regula o “seu” termostato para que haja um resfriamento maior, enquanto sua esposa faz com que o “seu” produza um aquecimento ainda maior. Isso é *retroalimentação positiva*, na qual uma variação acarreta um aumento contínuo desta.*

É evidente que a retroalimentação positiva não tem utilidade para fins de controle, pois o sistema irá prosseguir até uma situação extrema. Entretanto, os sistemas de retroalimentação positiva podem ser úteis em algumas condições biológicas.

A retroalimentação negativa é utilizada para a manutenção de um estado de equilíbrio; a retroalimentação positiva faz com que um sistema seja progressivamente alterado até um estado extremo.

Um exemplo bem conhecido de retroalimentação positiva é a enzima digestiva tripsina, que é secretada pelo pâncreas na forma de tripsinogênio inativo. O tripsinogênio é transformado em tripsina ativa pela enzima intestinal enteroquinase. Entretanto, o tripsinogênio é também ativado pela tripsina e à medida que mais tripsina é formada, a ativação do tripsinogênio ocorre cada vez mais rápida. Isso é conhecido como ativação autocatalítica da enzima e é um caso típico de retroalimentação positiva. Uma reação autocatalítica similar é observada na ativação da pepsina no estômago, também uma situação de retroalimentação positiva.

Um outro exemplo de retroalimentação positiva ocorre na geração de um impulso nervoso. Como será visto adiante, uma discreta diminuição no potencial de membrana de um nervo aumenta sua permeabilidade aos íons sódio e o conseqüente aumento do influxo de sódio, por sua vez, diminui ainda mais o potencial de membrana, resultando em uma situação de retroalimentação positiva, produzindo um potencial de ação integral no nervo. Desse modo, a retroalimentação positiva pode servir para ampliar um sinal de pequena proporção e gerar uma resposta integral.

Em geral, a retroalimentação positiva é também útil em eventos sincronizados. Um exemplo comum é a retroalimentação positiva durante o processo de acasalamento. Quando os parceiros apropriados se encontram, o avanço visando o acasalamento é reforçado pela resposta a sinais pouco intensos. As respostas ocasionam um aumento do reforço mútuo e a continuação da retroalimentação positiva entre os parceiros resulta em um desejo crescente de copulação, terminando, eventualmente, com a cópula.

* É importante acrescentar que retroalimentação positiva não implica em um julgamento de valor ou uma afirmação de que algo está sendo bom ou desejável.

Controles liga-desliga (on-off), proporcional, derivado e integral

O controle termostático de um forno doméstico corresponde a um *sistema de controle liga-desliga*. O forno está ligado ou desligado e, portanto, fornece um suprimento de calor descontínuo, que inevitavelmente ocasiona oscilações na temperatura. A fim de iniciar o ciclo, é necessário um certo desvio do ponto de ajuste. De maneira similar, quando o aquecedor está ligado, a temperatura geralmente ultrapassa o ponto de ajuste antes de ele ser desligado. Esse excesso pode ser reduzido, tornando o sistema mais sensível, porém, não há meios de eliminar completamente as oscilações de um sistema liga-desliga.

Um produto mais constante da variável controlada pode ser obtida por meio de outros tipos de sistemas de controle. Um sistema importante, conhecido como *controle proporcional*, talvez seja melhor ilustrado por uma analogia mecânica (Fig. 11.3). O nível de água do tanque é controlado com o auxílio de uma bóia que proporciona um controle contínuo, ao invés de um controle liga-desliga. Se, por algum motivo, o escoamento do tanque aumentar, haverá o rebaixamento do nível da água e, conseqüentemente, a abertura da válvula que permitirá um aumento do influxo. Quanto mais baixo for o nível, maior será o influxo. Se o escoamento for bloqueado, o nível de água se elevará, causando o fechamento da válvula de influxo. Esse sistema apresenta um controle contínuo e o grau de ação de controle está diretamente relacionado à variação do ponto de ajuste. (O termo *proporcional* implica uma relação linear contínua entre a entrada e a saída, com origem no zero, mas o termo é comumente utilizado para sistemas que não satisfazem esta definição limitada de proporcionalidade.)

Um controlador proporcional tem uma importante característica interessante. Suponha que um sistema esteja em estado de equilíbrio e o controle se dê exatamente no nível do ponto de ajuste. Se ocorrer um distúrbio (p. ex., uma alteração no escoamento), o sistema rapidamente atingirá um novo estado de equilíbrio, porém, *não será possível alcançar o ponto de ajuste original*, fato este que requer uma explicação.

Suponha um dado estado de equilíbrio que seja o ponto de ajuste original para o nível da água. Deixe que o escoamento diminua e examine as ações corretivas; a elevação do nível da água ergue a bóia e diminui o in-

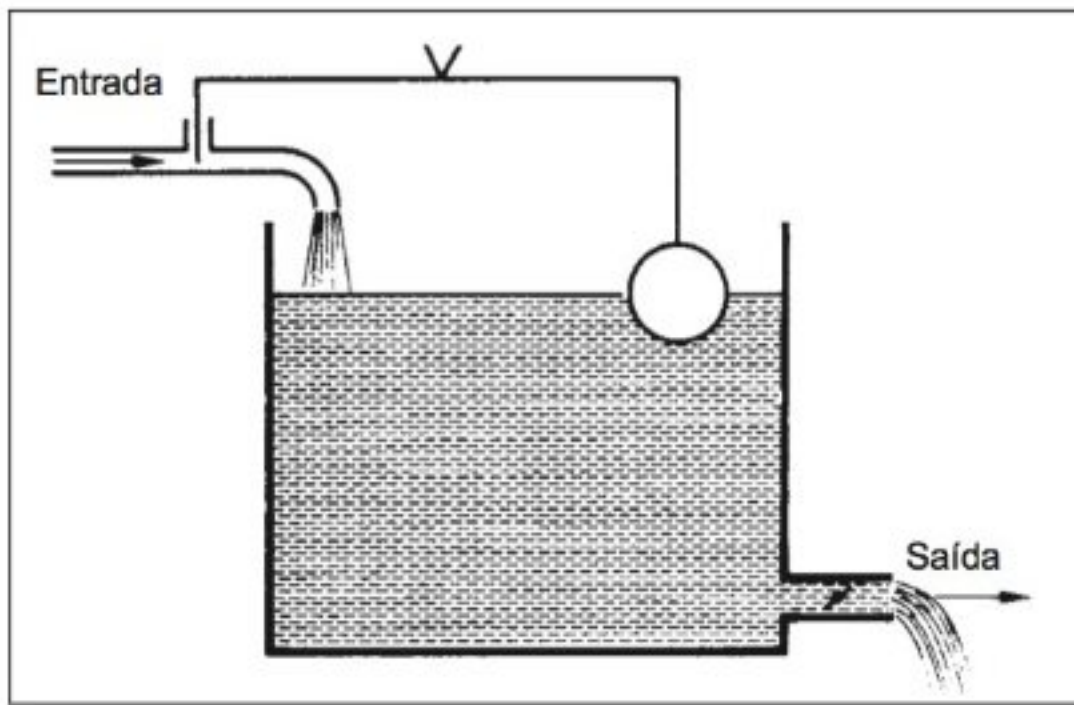


Fig. 11.3 Diagrama de um sistema de controle proporcional simples que pode regular o fluxo de água em um tanque, de acordo com o escoamento.

fluxo. O novo estado de equilíbrio implica em um maior nível de água e a bóia deve permanecer nesse nível para equilibrar o influxo com o escoamento reduzido (isto é, o novo nível representa um erro em relação ao ponto de ajuste original). A ação corretiva não consegue fazer com que o nível retorne exatamente ao ponto de ajuste original (erro zero), pois a bóia estaria em sua posição original e o influxo não corresponderia à diminuição do escoamento. Agora suponha que um tipo diferente de alteração ocorra pela adição de um segundo influxo; o nível novamente se eleva e reduz o influxo regulado. Porém, o novo estado de equilíbrio se encontra outra vez acima do ponto de ajuste.

Um sistema *fisiológico* representativo de um controle proporcional é o controle da respiração dos mamíferos (ventilação pulmonar), por meio do nível sanguíneo de dióxido de carbono. Quando um mamífero em repouso apresenta uma PCO_2 arterial de 40 mmHg, consideramos este valor como o ponto de ajuste para a PCO_2 arterial. Se o teor de dióxido de carbono for aumentado no ar inspirado, há uma elevação na PCO_2 arterial, que resulta

* O controle respiratório é, na realidade, mais complexo. Sabe-se que no exercício, a produção de dióxido de carbono é aumentada; se existisse um sistema de controle proporcional simples, a PCO_2 arterial deveria elevar-se ligeiramente durante o exercício, a fim de proporcionar o sinal para o aumento da ventilação. Na verdade, a situação é oposta: durante o exercício, a PCO_2 arterial fica ligeiramente reduzida. Tal ocorrência muitas vezes é “explicada” como o resultado de um “reajuste” do ponto de ajuste, durante o exercício. A razão real é que o centro respiratório recebe e integra vários sinais diferentes de controle, incluindo impulsos nervosos dos músculos e do córtex motor cerebral.

em um aumento da ventilação e esse aumento está associado ao aumento na PCO_2 (Cap. 1).*

Pode-se perguntar: tem alguma importância quanto tempo leva para que o sinal se altere, quando um erro aparece? Por exemplo, se um erro grosseiro subitamente surgir, o sinal será alterado rapidamente; se por outro lado o erro for pequeno, a taxa inicial de alteração do sinal será provavelmente baixa. Dessa maneira, a taxa de alteração pode fornecer informações valiosas acerca do tamanho do erro esperado e da magnitude da ação corretiva necessária.

Se a taxa de alteração for utilizada para determinar a ação de controle, passará a ser conhecida como *controle derivado* (ou *controle de taxa*), porque a derivada de tempo de um sinal, ou a taxa de alteração do sinal, é utilizada nesse caso para prever a ação corretiva necessária. Como essa ação de controle responde unicamente à taxa de alteração, e não ao sinal de erro propriamente dito, ela é habitualmente usada em combinação a outra ação de controle. Em fisiologia, tal combinação é particularmente valiosa, pois pode ser usada no desempenho de uma ação apropriada, quando ocorrem transientes temporários em uma variável controlada.

Pode ser feita uma indagação complementar: qual a melhor maneira de lidar com um erro secundário que se instala bem lentamente? Pode-se integrar o sinal de erro ao longo do tempo, isto é, o erro total ao longo do tempo é usado como um sinal para o controlador. Isso é denominado de *controle integral*, pois o produto de processamento é proporcional à integral do tempo do sinal. Se uma perturbação neste sistema permanecer constante, o erro no produto de processamento tenderá, com o tempo, a zero. Portanto, qualquer que seja o valor da perturbação, se ela continuar constante, a ação integral pode atingir um estado de equilíbrio com erro zero. Como foi comentado anteriormente, um sistema de controle proporcional simples não consegue atingir um estado de equilíbrio com erro zero, porém, o controle integral o faz.

Mecanismos fisiológicos

Retornemos à regulação da temperatura corpórea. Foi utilizada a analogia do controle termostático de um banho-maria para o circuito de retroalimentação negativa. O aquecimento central em uma casa pode ser regulado da mesma maneira e se no verão a casa ficar demasiadamente quente, poderá ser instalado um sistema

de ar condicionado (resfriamento). Se a temperatura da casa elevar-se desmedidamente, o termostato iniciará o ciclo de resfriamento, diminuindo a temperatura até o ponto de ajuste desejado (isto é, há uma retroalimentação negativa). Assim, a regulação do aquecimento e do resfriamento depende do controle por retroalimentação negativa.

A analogia para o controle da temperatura corpórea é evidente; se a temperatura corporal tender a uma queda, a produção de calor será aumentada, principalmente por meio de contrações musculares involuntárias (tremores). Se a temperatura corpórea aumentar devido a uma carga térmica, externa ou interna, o resfriamento é conseguido por meio de transpiração ou ofego. Desse modo, o aquecimento e o resfriamento do corpo dependem de sistemas de controle por retroalimentação negativa.

O centro de regulação da temperatura está localizado no hipotálamo do cérebro, podendo ser demonstrado de diversas maneiras. Por exemplo, se o sangue na artéria carótida de um cachorro for aquecido, isso fará com que o animal ofegue. Tal situação demonstra que a regulação ocorre na cabeça, pois, à medida que o animal ofega durante o experimento, perde muito calor e sua temperatura central cai. De modo contrário, se o sangue da carótida for resfriado, o cachorro começará a ter tremores e a temperatura central se elevará. A localização exata do centro de regulação térmica pode ser apontada com precisão por meio do aquecimento e resfriamento de pequenas regiões no hipotálamo.

O centro de regulação térmica pode ser considerado como o termostato e a temperatura corpórea “normal”, o ponto de ajuste. O sistema não é tão simples, entretanto, pois não existe um ponto de ajuste constante e há entradas múltiplas. Primeiramente, a temperatura corpórea oscila de acordo com um ciclo diário, mesmo que a temperatura externa e a produção interna de calor permaneçam constantes. Isso significa que o ponto de ajuste é submetido a um ciclo diurno. Ademais, verificou-se que a temperatura central, durante o exercício, é reajustada e regulada em um nível superior em relação ao repouso. Dentre as muitas entradas para o centro de regulação térmica, os receptores de frio e calor na pele propiciam informações importantes, mas muitas outras entradas fornecem informações complementares, sendo que uma dessas é a temperatura do sangue arterial que atinge o centro.

Foi mencionado que a regulação da temperatura corpórea depende do aquecimento e resfriamento (isto é, a ação de controle ocorre nas duas direções). Esse é um princípio importante na regulação fisiológica e muito mais comum que uma análise superficial poderia indicar.

O coração é outro exemplo. Sua contração rítmica é uma característica inerente do músculo cardíaco. As contrações são iniciadas no nó sinusal, alastram-se por todo o músculo cardíaco e são sucedidas por relaxamento, enquanto tem início uma nova contração. A frequência de contração está sob controle de dois nervos: o *nervo acelerador*, que acelera os batimentos cardíacos e o *desacelerador*, um ramo do nervo vago, que reduz a frequência. A frequência cardíaca é assim determinada pelo equilíbrio de dois nervos antagonistas, um excitatório e o outro inibitório.

Será visto que o equilíbrio entre estimulação e inibição é comum nos sistemas de controle fisiológico. Por exemplo, várias das glândulas endócrinas controladas pela hipófise estão sujeitas ao balanço entre o efeito excitatório e o inibitório (neste caso, ambos são transmitidos como um sinal endócrino).

Antes de serem abordados os dois principais sistemas reguladores que exercem interação ou interagentes, os sistemas nervoso e endócrino, é necessário conhecer as células nervosas e o modo de transmissão dos impulsos excitatórios e inibitórios.

NERVOS E SISTEMAS NERVOSOS

As células nervosas ou *neurônios* são os componentes básicos do sistema nervoso. Serão enfocadas duas das partes funcionais mais importantes: as extensões fibrosas longas, os *axônios*, e as conexões entre as células, as *sinapses*. Um neurônio isolado possui apenas um axônio, mas pode ter centenas ou até mesmo milhares de conexões sinápticas e a função destas na integração é extremamente importante. Os axônios agem como cabos e as sinapses servem como dispositivos de contato, ou de transmissão, altamente complexos.

Para compreender essas funções, deve-se conhecer o modo de funcionamento das células nervosas. Devido à estereotípica uniformidade inerente ao funcionamento dessas células, é irrelevante qual animal será tratado. Um caracol, uma lula ou uma rã são igualmente relevantes

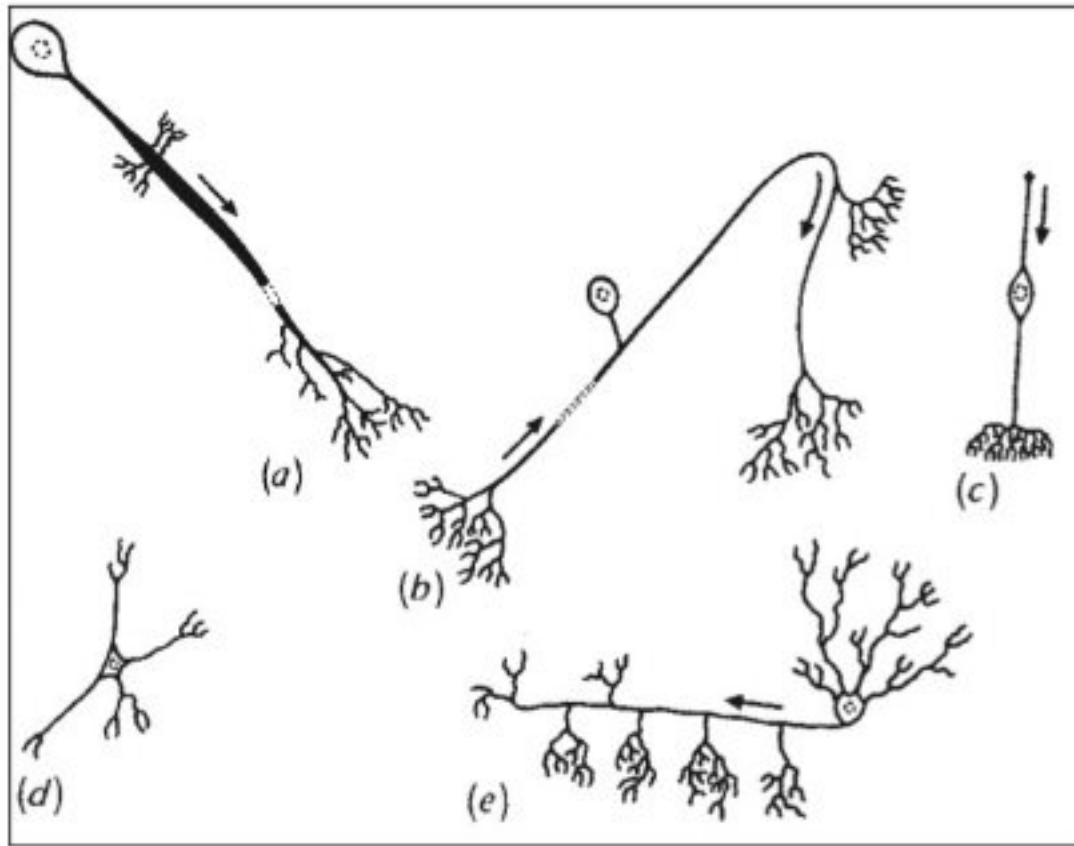


Fig. 11.4 Os neurônios podem ter várias formas, porém, cada neurônio possui um corpo celular e muitos prolongamentos. Estes desenhos esquemáticos representam (a) um neurônio motor de um artrópodo, (b) um neurônio sensorial medular de um mamífero, (c) um neurônio bipolar da retina de vertebrados, (d) um neurônio da rede nervosa de um celenterado, e (e) uma célula em forma de cesto do cerebelo de mamíferos (Aidley, 1971).

para a compreensão dos princípios que regem a função nervosa.

Após a discussão a respeito da célula nervosa, serão descritas algumas características importantes dos axônios e o modo como as informações que invadem o neurônio são processadas nas sinapses. Como um exemplo de integração, será comentado como o controle simultâneo excitatório e inibitório, realizado pelo sistema nervoso central, é utilizado no controle dos músculos de um membro de um vertebrado usado na locomoção.

Estrutura das células nervosas

Todos os sistemas nervosos são constituídos por um grande número de células nervosas individualizadas (*neurônios*). Os neurônios podem apresentar uma grande variedade de formas e tamanhos, mas possuem determinados aspectos fundamentais em comum (Fig. 11.4). A célula nervosa é formada por um *corpo celular* que contém o núcleo e um grande número de fibras finas que se prolongam a partir desse corpo. Cada neurônio geralmente tem uma única fibra longa (o *axônio*), que em grandes animais pode ter vários metros de comprimento, e um grande número de fibras mais curtas (*dendritos*),

que são intensamente ramificados e na maioria das vezes possuem menos de 1 mm de comprimento.

Nos vertebrados, o corpo celular do neurônio é geralmente bastante pequeno, muitas vezes com menos de 0,1 mm de diâmetro e as fibras, com menos de 0,01 mm de espessura. A célula inteira, incluindo todas as fibras, é circundada por uma membrana fina (a *membrana nervosa*). Um sistema nervoso complexo contém um imenso número de neurônios e nos seres humanos, por exemplo, só o cérebro contém em torno de 10 bilhões de células.

As fibras longas, os axônios, são as principais linhas de condução no organismo. O que comumente é conhecido como um nervo, ou tronco nervoso, consiste de centenas ou milhares de axônios, cada um com origem em um neurônio distinto. Um nervo não possui corpos celulares; estes são encontrados no sistema nervoso central em agrupamentos especiais conhecidos como *gânglios* em órgãos sensoriais.

Os pontos nos quais as células e suas extensões fazem contato com outras células nervosas são denominados *sinapses* e uma única célula nervosa pode, através das sinapses, estar ligada a centenas de outros neurônios. O aspecto mais importante da sinapse é que seu funcionamento se parece ao de uma válvula unidirecional. A transmissão de um impulso pode ocorrer apenas em uma direção, do axônio para a célula adjacente, e não na direção contrária (para detalhes, veja adiante). Como resultado, a condução em um axônio em qualquer parte do sistema nervoso ocorre em apenas uma única direção.

Um axônio sozinho é perfeitamente capaz de conduzir impulsos em qualquer direção, porém, no sistema nervoso integrado, toda a condutância em qualquer axônio se dá sempre na mesma direção. Em um tronco nervoso, entretanto, alguns axônios podem conduzir em uma direção e outros, em direção oposta. Por exemplo, em um nervo que chega a um determinado músculo, os impulsos excitatórios para a contração muscular são transmitidos do sistema nervoso central para o músculo e, ao mesmo tempo, a informação sensorial proveniente do músculo é transmitida via outros axônios de volta para o sistema nervoso central.

FUNCIONAMENTO DA CÉLULA NERVOSA

Sabe-se há cerca de dois séculos que os fenômenos elétricos estão associados à transmissão de impulsos nervosos e contração muscular. Entretanto, a natureza

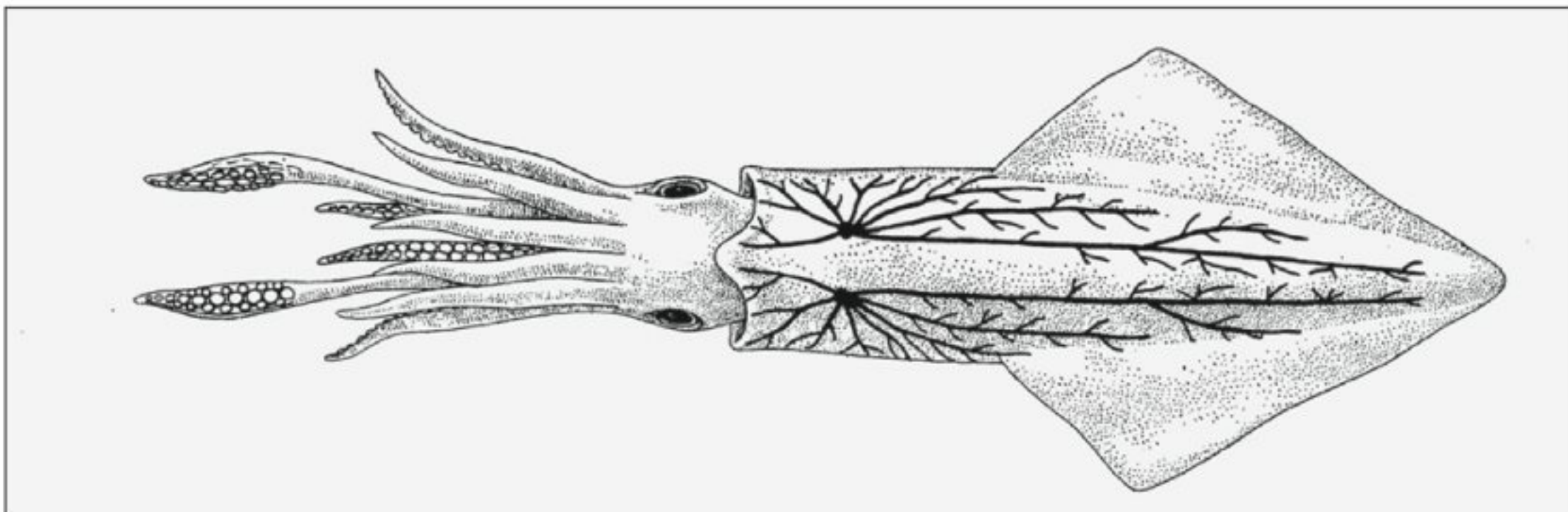


Fig. 11.5 O manto da lula comum é innervado por nervos de diâmetro excepcionalmente grande. Estes axônios gigantes são de condução rápida e fazem com que ocorra uma contração quase que simultânea de toda a musculatura do manto. (Keynes, 1958. Copyright © Scientific American, Inc. Todos os direitos são reservados.)

exata dos fenômenos elétricos foi apenas compreendida há algumas décadas.

O evento mais importante foi a descoberta de que determinadas fibras nervosas na lula são constituídas por um único axônio de dimensões gigantescas. A maior parte dos axônios mede entre menos de 1 μm e cerca de 10 μm de diâmetro; os *axônios gigantes* da lula podem ter cerca de 1.000 μm de diâmetro (Fig. 11.5). Devido ao tamanho excepcional desses axônios, eles podem ser utilizados em muitos experimentos, que seriam impossíveis em axônios menores. Entretanto, os princípios gerais revelados em estudos com os axônios gigantes aplicam-se às funções de outros neurônios e também a alguns outros tecidos, como os músculos.

O neurônio normal, incluindo seu axônio, exibe uma diferença de potencial entre o interior e o exterior da membrana celular. No neurônio inativo ou em repouso, esse potencial de membrana é conhecido como *potencial de repouso*. No axônio gigante da lula, o potencial de repouso da membrana é de cerca de -60 mV (interior negativo); durante atividade pode ser alterado para +40 mV (interior positivo), levando a uma variação total, um *potencial de ação*, de cerca de 100 mV.

Potencial de repouso da membrana

A informação mais importante a ser considerada em relação ao potencial de membrana é a concentração de

íons no interior e exterior do axônio e a permeabilidade da membrana a esses íons. O axoplasma interno possui uma concentração relativamente elevada de potássio e uma baixa concentração de sódio; o fluido no meio externo, ao contrário, apresenta pouco potássio e muito sódio (Tab. 11.1).

A membrana da célula nervosa, quando em repouso, apresenta uma permeabilidade seletiva aos íons potássio. A permeabilidade aos íons sódio e cloro é demasiadamente baixa e por ora será admitido que a membrana seja impermeável a esses íons. Como a concentração de potássio no meio intracelular é superior a do extracelular, alguns íons se difundem para fora da célula, segundo o gradiente de concentração. Cada íon potássio que sai do axônio, sem ser acompanhado por um íon cloro, cria uma carga positiva na face externa da membrana. Portanto, a difusão dos íons potássio para fora da célula estabelece uma carga positiva do lado externo da membrana nervosa, que rapidamente atinge um nível que se contrapõe ao efluxo desses íons.

No equilíbrio, o potencial de membrana, positivo no lado externo, contrabalança o gradiente de concentração que provoca o efluxo de potássio. A magnitude desse potencial depende da concentração interna e externa de potássio e pode ser calculado segundo às leis da físico-química.

A diferença de potencial (E , em milivolts), resultante da distribuição desigual dos íons nas faces inter-

Tabela 11.1 Concentrações (em milimoles por litro) dos principais íons no axoplasma de axônios gigantes, no sangue da lula e na água do mar. (Dados principalmente de Hodgkin e Huxley, 1952.)

Íon	Axoplasma	Sangue	Água do mar
Potássio	400	20	10
Sódio	50	450	470
Cloro	40	570	550
Cálcio ^a	$0,3 \times 10^{-3}$	10	10
Magnésio	10	55	54

^aA concentração do cálcio ionizado no axoplasma é incerta, porém, extremamente baixa (Baker e col., 1971).

na e externa de uma membrana permeável, é descrita pela equação de Nernst (ver Apêndice E):

$$E = \frac{RT}{F} \log_e \frac{[K]_o}{[K]_i}$$

Nesta equação, R é a constante universal dos gases, T é a temperatura absoluta, F a carga de 1 grama equivalente de íons e $[K]_o$ e $[K]_i$ são as concentrações externa e interna de íons potássio. À temperatura ambiente, os valores de R e F são tais que o potencial é dado por:

$$E_K = 25 \log_e \frac{[K]_o}{[K]_i} \text{ mV} = 58 \log_{10} \frac{[K]_o}{[K]_i} \text{ mV}$$

A razão entre as concentrações de potássio no sangue e no axoplasma do axônio gigante é de 1:20 e o potencial de repouso calculado deve ser de -75 mV, com o meio interno negativo em relação ao externo. O potencial de membrana pode ser medido pela introdução de um minúsculo microeletrodo no axônio e pela leitura do potencial em relação ao meio externo. O potencial de repouso observado encontra-se próximo ao potencial calculado, mas geralmente com vários milivolts a menos, cerca de -60 a -70 mV, um problema que em breve será abordado novamente.

A certeza da conclusão de que o potencial de membrana é gerado pelo gradiente de potássio pode ser verificada pela alteração da proporção entre a concentração interna e externa de potássio, que é mais facilmente realizada pela modificação da concentração de potássio do meio externo. Quando a concentração externa de potássio é elevada, o potencial transmembrânico responde às alterações nas concentrações como previsto pela equação de Nernst; porém, a uma baixa concentração externa de potássio, o potencial observado desvia-se do previsto.

O experimento mostrado na figura 11.6 apresenta resultados da alteração da concentração externa de potássio sobre o potencial de membrana de fibras musculares isoladas de uma rã. Quando a concentração externa de potássio foi aumentada para que se igualasse à concentração interna, o potencial de membrana foi reduzido a zero, exatamente como previsto para uma razão de 1,0 entre a concentração interna e externa de potássio. A uma baixa concentração externa de íons potássio, entretanto, houve um desvio sistemático em relação à reta prevista pela equação de Nernst, sugerindo que a existência de outros íons deve ser considerada.

Uma aproximação teórica para esse problema foi desenvolvida por Goldman (1943). A equação resultante leva em consideração a permeabilidade e a concentração de todos os íons no sistema, tanto os positivos quanto os negativos. A equação a seguir, conhecida como equação de Goldman, tem sido de grande valia na análise do potencial de membranas permeáveis a mais de um tipo de íon:

$$E = \frac{RT}{F} \log_e \frac{P_K [K]_o + P_{Na} [Na]_o + P_{Cl} [Cl]_i}{P_K [K]_i + P_{Na} [Na]_i + P_{Cl} [Cl]_o}$$

Se a permeabilidade da membrana ao sódio (P_{Na}), anteriormente admitida como nula, for admitida como sendo 0,01 da permeabilidade ao potássio, a equação de Goldman prevê um potencial de membrana, a uma concentração externa baixa de potássio, que corresponde razoavelmente bem aos pontos realmente observados na figura 11.6.

O experimento mais dramático para a demonstração de que a membrana da célula nervosa é um elemento essencial e que o axoplasma não exerce uma função direta, consiste na remoção de todo o conteúdo do axônio e sua substituição por uma solução salina artificial (Fig.

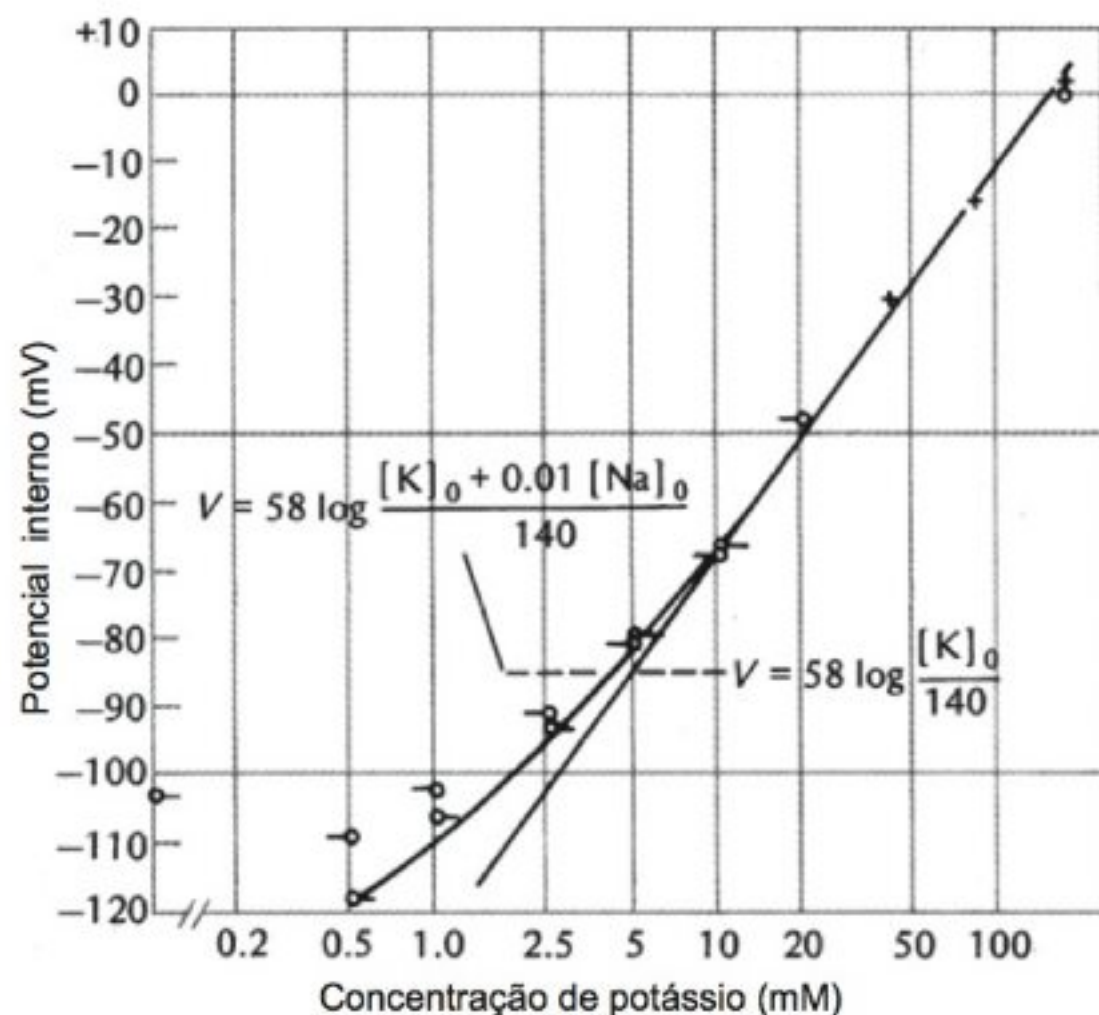


Fig. 11.6 As alterações na concentração do íon potássio no meio externo de fibras musculares isoladas de rã resultam em modificações previstas no potencial interno (reta), exceto nas concentrações de potássio mais baixas. Para evitar qualquer efeito de alterações simultâneas na concentração de íons cloro, o ânion externo foi sulfato (Hodgkin e Horowicz, 1959).

11.7). O axônio assim perfundido comporta-se surpreendentemente como um axônio normal, podendo permanecer excitável por muitas horas e ter a capacidade de disparar várias centenas de milhares de potenciais de ação (Baker e col., 1961, 1962).

Esses experimentos elegantes, possíveis devido ao grande tamanho dos axônios gigantes, revelam dois aspectos importantes: o axoplasma não contém nenhum elemento estrutural necessário para a geração de potenciais de membrana e pode ser substituído por uma solução salina artificial; em segundo lugar, se a concentração interna de potássio for alterada, o potencial de membrana será modificado como previsto pelas equações teóricas e, se a concentração interna de potássio equivaler à externa, o potencial de membrana é abolido. O potencial de membrana pode até mesmo ser invertido quando a concentração interna de potássio for inferior à externa.

Potencial de ação

O próximo assunto a ser abordado é o potencial de ação. Quando se discutiu a respeito do potencial de repouso, observou-se que a permeabilidade ao sódio era tão baixa que esta exercia um efeito muito pequeno junto ao potencial de repouso da membrana normal. O potencial de repouso é resultante da permeabilidade ao potássio, que torna o meio interno negativo em relação ao externo. Com uma elevada concentração externa de sódio, duas forças tendem a levar este íon para o interior da célula: o potencial negativo interno e a elevada concentração externa de sódio.

Desconsidere por um momento o potássio e suponha que ocorra uma alteração momentânea na membrana que a torne transitória e altamente permeável aos íons sódio. O gradiente de concentração e o potencial de membrana conduzem o sódio para o interior da célula, tornando o meio interno positivo até que o potencial (então positivo) impeça a entrada de mais íons sódio. O potencial será, segundo a equação de Nernst, de +55 mV (positivo internamente). Desse modo, o potencial de membrana foi alterado de -70 mV (potencial do potássio) para +55 mV (potencial do sódio). Em outras palavras, o potencial de membrana do axônio pode ser modificado em 125 mV, simplesmente pela alteração da permeabilidade relativa aos íons sódio e potássio.

Se, um instante depois, a membrana novamente se tornar impermeável ao sódio, a permeabilidade ao potássio restabelece o potencial de repouso. Como será visto mais adiante, a permeabilidade aos íons sódio é realmente alterada, como salientado.

A bomba de sódio. Durante a breve alteração na permeabilidade, um pouco de sódio penetrou na célula, devendo ser retirado para que o sistema não seja esgotado. Essa remoção é obtida pelo transporte ativo de sódio para fora do axônio. A quantidade de sódio que entrou na célula durante o potencial de ação pode ser calculada a partir de considerações teóricas e pode, também, ser medida experimentalmente.

O experimento descrito na figura 11.8 mostra o que ocorre quando um axônio gigante é imerso em água do mar, contendo íons sódio radiativos (^{24}Na). Quando o axônio é estimulado repetidas vezes para produzir potenciais de ação, os íons sódio penetram no axônio e o meio interno torna-se radiativo. Quando a estimulação é

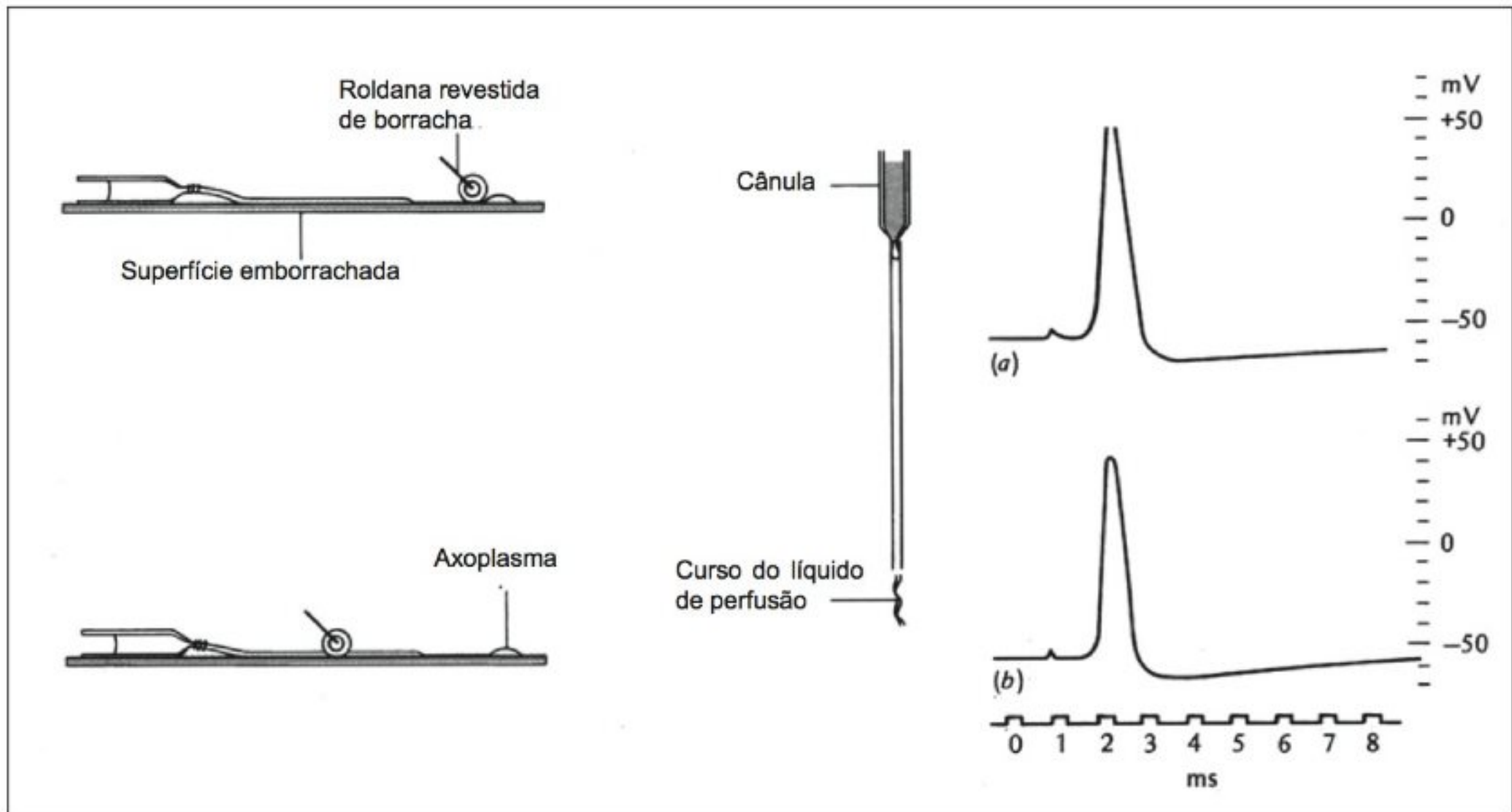


Fig. 11.7 O axoplasma pode ser extraído de um axônio gigante, podendo ser então preenchido por uma solução artificial, com a composição desejada. Um potencial de ação registrado a partir de um axônio preenchido por uma solução isotônica de sulfato de potássio (a) é virtualmente igual a um potencial de ação registrado a partir de um axônio intacto, preenchido com o axoplasma natural (b) (Baker e col., 1962).

interrompida e o axônio entra em repouso, o sódio é lentamente removido do interior da célula. Para demonstrar que esta retirada é um transporte ativo, a bomba de sódio foi bloqueada pelo inibidor dinitrofenol (DNP); após a inibição da bomba, a saída de sódio foi interrompida e a concentração interna permaneceu constante. Após nova estimulação do axônio, mais sódio penetrou na célula, demonstrando mais uma vez que os potenciais de ação e a entrada de sódio estão acoplados.

Um outro experimento que fornece provas conclusivas a respeito do transporte ativo de sódio é descrito a seguir. Uma solução de sódio radioativo é injetada em um axônio gigante por meio de um tubo de vidro delgado, introduzido no interior da célula. O axônio é colocado em um volume conhecido de água do mar e é medida a taxa na qual o sódio sai da célula. Quando o axônio é envenenado com DNP, a velocidade de saída do sódio cai acentuadamente (Fig. 11.9). Isso ocorre porque o

DNP interfere nos processos respiratórios que fornecem trifosfato de adenosina (ATP) e na demanda de energia da bomba de sódio. Se ATP for injetado no axônio, haverá um aumento transitório na taxa de saída de sódio, confirmando a visão de que o bombeamento deste íon é um processo que requer energia, pois move sódio para fora do axônio, contra uma alta concentração deste íon na água do mar circundante. A conclusão óbvia é de que a bomba de sódio é movida por energia fornecida pelo ATP (Caldwell e col., 1960).

A saída ativa de sódio do axônio é dependente da concentração externa de potássio, e na água do mar desprovida de potássio, a saída de sódio fica reduzida a uma pequena fração do seu valor normal. O resultado disso é que a bomba de sódio está de alguma forma acoplada à captação do potássio. Experimentos com o uso simultâneo de sódio e potássio radiativos revelaram que há realmente um acoplamento e, para cada três íons

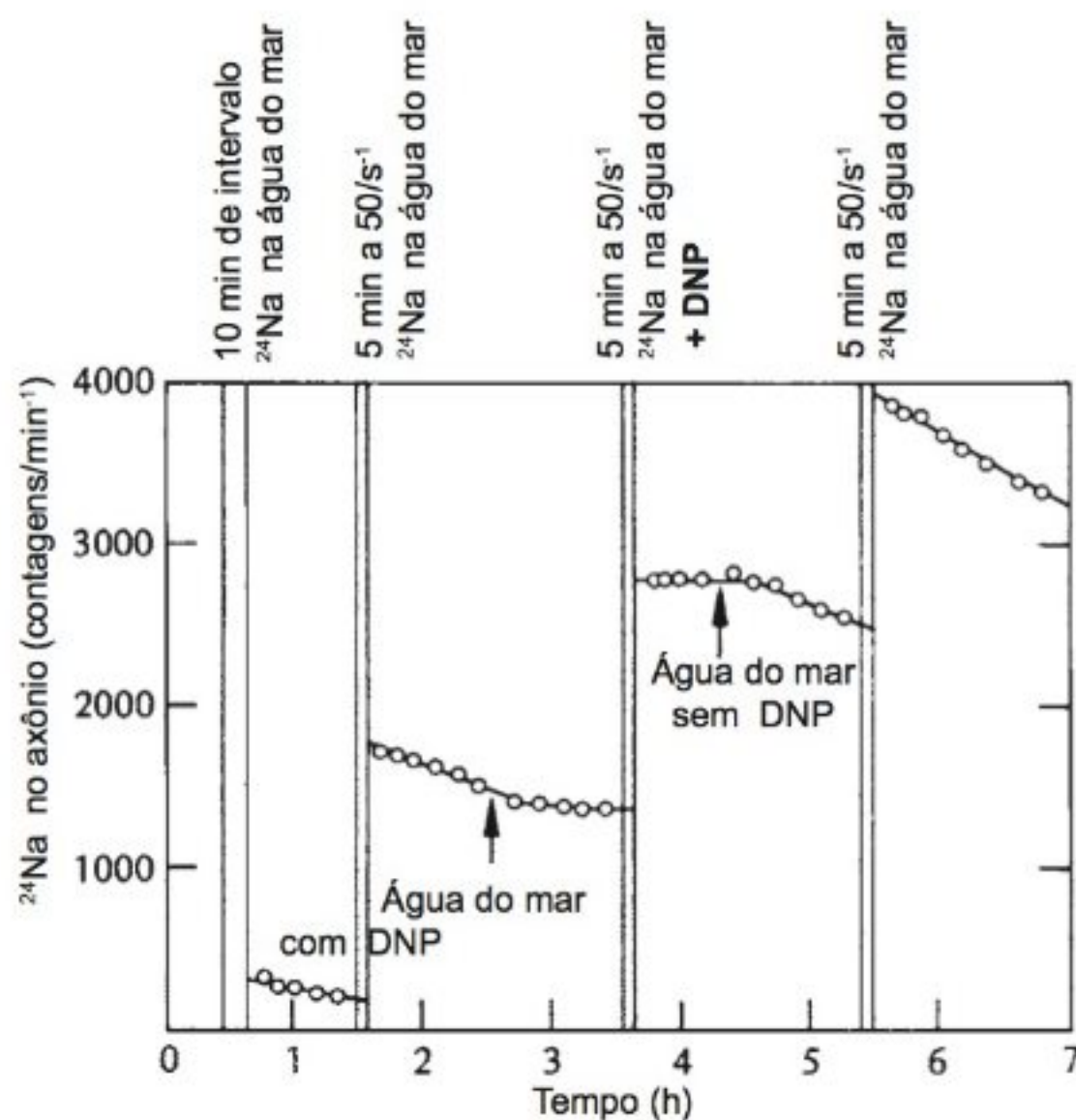


Fig. 11.8 Entrada do sódio radiativo em um axônio de lula, colocado em água do mar contendo sódio radioativo como marcador. Quando o axônio foi estimulado a produzir potenciais de ação, durante 5 minutos, a uma frequência de 50 por segundo, uma quantidade considerável de sódio penetrou no axônio. Após o término do estímulo, a concentração de sódio no interior da célula diminuiu à medida em que o transporte ativo remove o sódio do meio externo. Quando a bomba de sódio é inibida pelo DNP, o conteúdo de sódio permanece constante. Uma nova estimulação do axônio resulta na entrada de mais sódio e quando o inibidor DNP é retirado, os íons sódio são deslocados para fora da célula por meio do transporte ativo (Hodgkin e Keynes, 1955).

sódio lançados para fora da célula, dois íons potássio são captados.

As bombas de sódio parecem estar presentes universalmente nas células de todos animais, associadas a uma enzima conhecida como ATPase sódio-potássio (Na,K-ATPase). Esta enzima foi inicialmente isolada a partir do nervo do caranguejo pelo fisiologista dinamarquês Skou. Subseqüentemente, descobriu-se que possuía uma distribuição universal em associação a sítios de transporte ativo de sódio. A enzima é inibida por um glicosídeo, ouabaina, que se liga ao sítio ativo da bomba de sódio. Pelo uso de ouabaina marcada com trítio radiativo, pode-se estimar o número de sítios de bombeamento de sódio

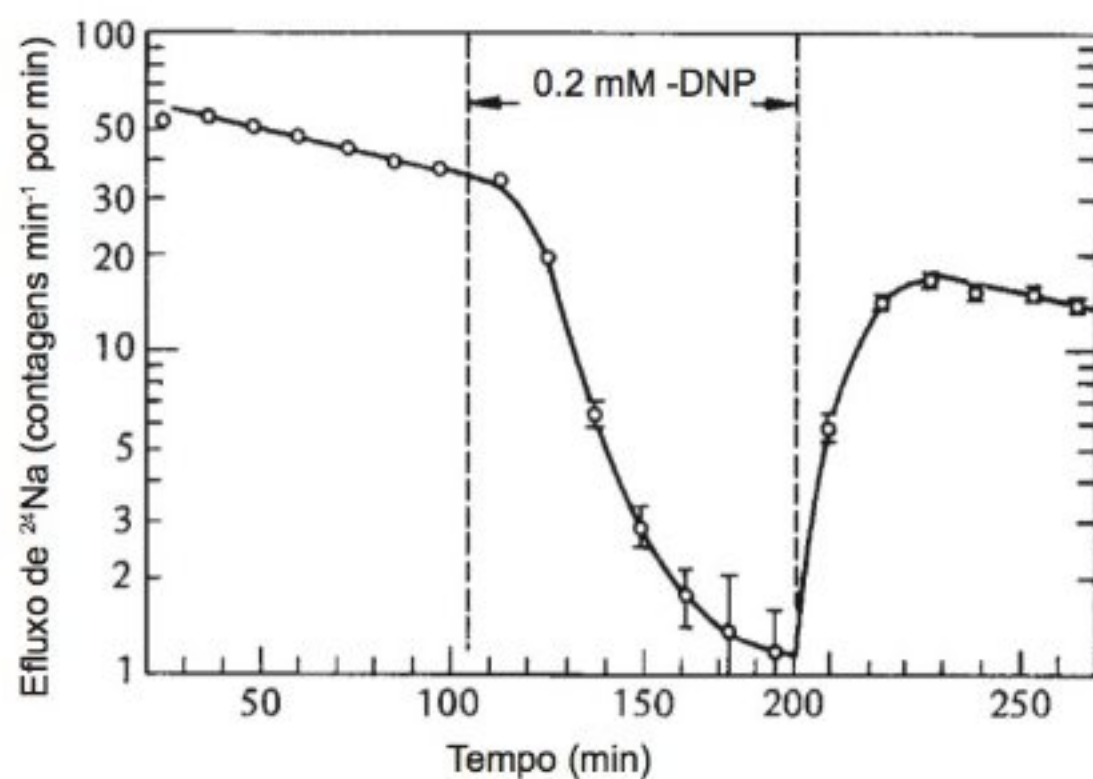


Fig. 11.9 Uma solução radioativa de sódio foi injetada em um axônio gigante de uma lula e depois a célula foi colocada em água do mar artificial. A taxa na qual o sódio saiu da célula pôde ser seguida pelo aparecimento de sódio radiativo na água do lado externo. Quando foi acrescentado o inibidor metabólico DNP, a saída ativa de sódio diminuiu para um valor muito baixo; mas quando o inibidor foi removido, a saída de sódio aumentou até atingir taxa normal esperada (Hodgkin e Keynes, 1955).

em uma membrana. No axônio gigante de lula existem vários milhares de sítios por micrômetro quadrado de membrana.

A quantidade de sódio que penetra no axônio durante um único potencial de ação é extremamente pequena. Os axônios gigantes, nos quais a bomba de sódio foi inativada pelo DNP ou cianeto, podem continuar a exibir excitabilidade e potenciais de ação normais por várias horas. Em uma ocasião, tal axônio gigante continuou a conduzir impulsos a uma frequência de 50 por segundo, durante 70 minutos (isto é, um total de 210.000 impulsos), antes que o sistema se deteriorasse pelo acúmulo de sódio (Hodgkin e Keynes, 1955).

Até o momento, os íons cloro foram desconsiderados. Eles encontram-se distribuídos segundo o potencial elétrico para satisfazer a equação de Nernst e, para os nossos propósitos, não há necessidade de considerar os seus movimentos. O efeito é pequeno e, mais importante ainda, não há alteração na permeabilidade ao íon cloro durante o potencial de ação.

Já foi demonstrado que o potencial de membrana do axônio em repouso ou em atividade é determinado pela permeabilidade da membrana e que sua magnitude pode ser calculada a partir de princípios básicos. Pela alteração seletiva da permeabilidade ao sódio e potássio, o potencial de membrana pode variar entre -75 mV e $+55$ mV.

As alterações na permeabilidade são extremamente rápidas e ocorrem em microssegundos. As dificuldades experimentais envolvidas na medida da magnitude das correntes geradas pelo fluxo de íons através da membrana em tão curto espaço de tempo foram solucionadas pela utilização de uma técnica conhecida como método de pinçar a voltagem. Mantendo-se o potencial de membrana constante ("pinçado"), em um determinado valor desejado, pode-se determinar o fluxo de corrente criado através da membrana pelos diferentes íons. A partir dessa medida, pode-se estimar a magnitude da permeabilidade da membrana a íons, como uma função do potencial de membrana.

Os resultado mais importante de tais estudos, realizados principalmente pelos pesquisadores britânicos Hodgkin, Huxley e Katz, foi estabelecer a permeabilidade da membrana a íons como uma função do potencial através desta. Uma redução no potencial de repouso (*despolarização*) aumenta a permeabilidade da membrana ao sódio.

A despolarização da membrana também causa uma alteração na permeabilidade ao potássio, porém, mais lenta. Se a permeabilidade ao sódio e potássio fosse aumentada simultaneamente, o potencial de ação não ocorreria e o potencial de membrana atingiria um valor intermediário. Entretanto, como a permeabilidade ao potássio é alterada após a diminuição da permeabilidade ao sódio, o efeito é no sentido de recuperar o estado original e trazer a voltagem novamente ao seu valor inicial, conhecido como *repolarização* da membrana (Fig. 11.10).

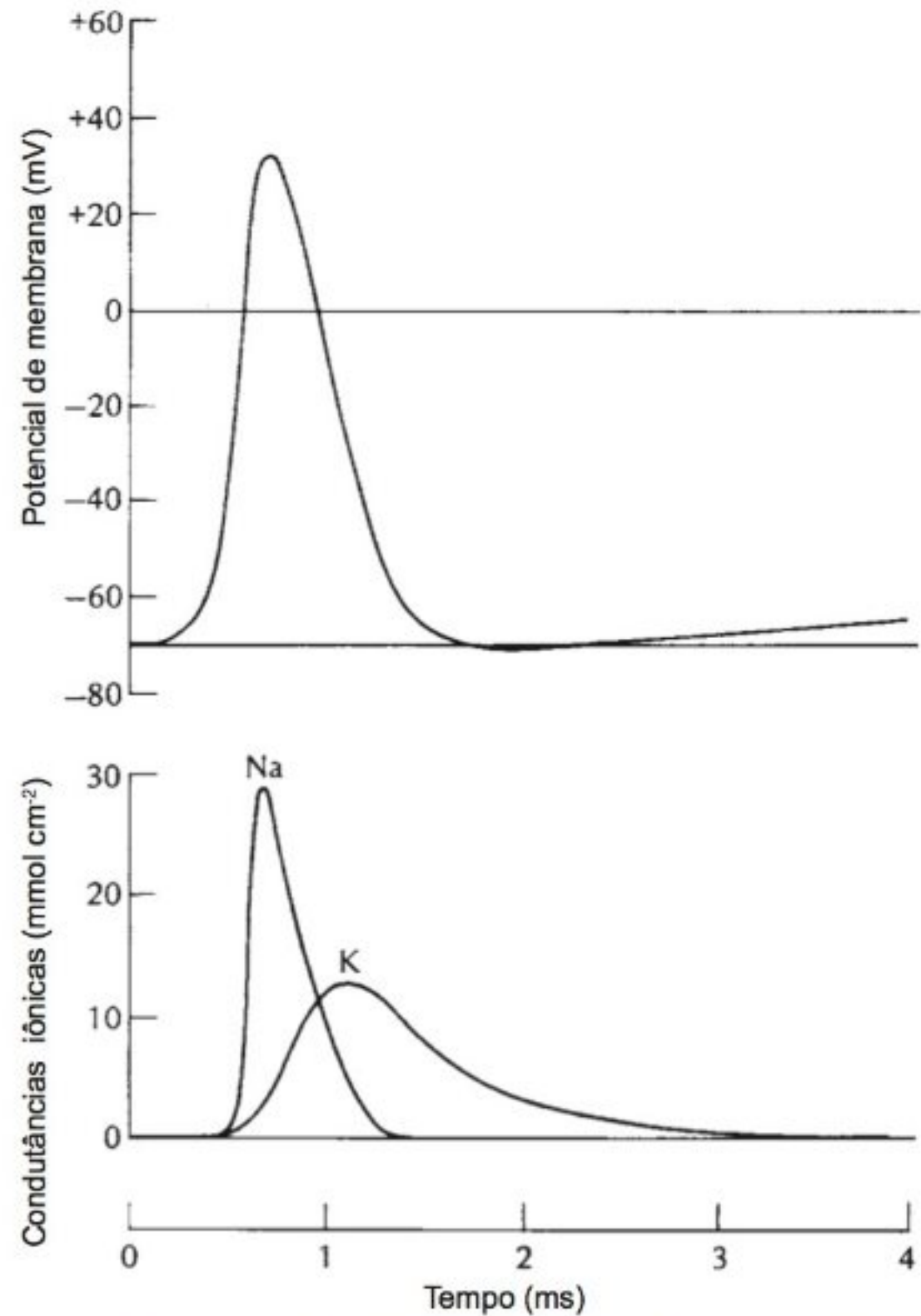


Fig. 11.10 Alterações calculadas nas condutâncias de sódio e potássio durante o potencial de ação propagado em um axônio gigante de lula. O principal aumento na condutância de sódio ocorre durante a fase ascendente do potencial de ação; o aumento na condutância de potássio é mais lento e serve para restabelecer o potencial de repouso, após o declínio na condutância de sódio (Hodgkin e Huxley, 1952).

Canais e canais de abertura e fechamento

Foi discutido que, durante o potencial de ação, há um aumento transitório na permeabilidade da membrana. Devido aos gradientes de concentração em ambos os lados, os íons fluem através da membrana celular a favor do gradiente, causando as alterações de potencial que constituem o potencial de ação.

No entanto, a membrana que reveste todas as células vivas consiste principalmente em uma camada dupla de lipídios, que a torna impermeável aos íons (e a muitas outras partículas solúveis em água). Nesta membrana

estão embutidas proteínas especiais que funcionam como passagens seletivas, ou *canais*, para o transporte de íons. No caso da membrana do nervo estes canais servem como uma passagem para o fluxo de íons durante os potenciais de ação. Já que estes canais ficam abertos apenas transitoriamente e depois se fecham novamente, eles são considerados *canais de abertura e fechamento*.

Os canais consistem em proteínas distintas, que formam poros na membrana plasmática. Os aminoácidos que revestem as paredes dos poros podem ser submetidos a mudanças conformacionais, que fecham ou abrem o poro para a passagem de íons específicos. Estas mudanças podem ser causadas por estímulos que incluem alterações na voltagem e certos agentes químicos, chamados de *ligantes*. Também existem canais sensíveis à pressão e ao estiramento mecânico.

Os canais são caracterizados com base na sua seletividade iônica e nos fatores que controlam o seu fechamento e abertura. Se eles se abrirem como resposta a um agente externo, um ligante, são considerados *canais de abertura e fechamento sensíveis a ligantes*. Outros canais abrem-se em resposta a uma alteração no potencial de membrana e são considerados como *canais de abertura e fechamento sensíveis à voltagem*. Os canais de abertura e fechamento sensíveis a ligantes ocorrem, por exemplo, nas sinapses onde transferem a excitação a partir do terminal nervoso. Os canais de abertura e fechamento sensíveis à voltagem são responsáveis pelas alterações na permeabilidade que ocorrem durante potenciais de ação nos axônios e em outras membranas eletricamente sensíveis. É no canal de abertura e fechamento sensíveis à de voltagem que estamos interessados no momento.

Uma característica dos muitos canais de abertura e fechamento sensíveis à voltagem é especialmente importante: eles se fecham logo após a abertura, mesmo que o estímulo que ocasionou a abertura ainda persista. Esta é uma característica essencial aos canais de abertura e fechamento sensíveis à voltagem na membrana do axônio.

Quando um canal com portão de voltagem se abre, ocorre uma alteração repentina na condutância da membrana. Por meio da determinação da corrente elétrica criada, tem-se uma medida da quantidade de íons que fluem através da membrana. Foi visto que durante o potencial de ação, os íons sódio e potássio movem-se através da membrana, mas em sentidos opostos.

Os íons sódio e potássio circulam através dos mesmos canais? Para que esta questão seja respondida, tem-se como informação complementar a descoberta de que um veneno altamente tóxico extraído do baiacu, a *tetrodotoxina* (frequentemente abreviada por TTX), bloqueia os canais de sódio com portões de voltagem, sem produzir efeito nos canais de potássio. Um outro composto, o *ion amônio tetrametil* (TEA), bloqueia os canais de potássio, sem exercer ação sobre os canais de sódio.

Agora é possível estudar experimentalmente o fluxo de íons sódio, sem interferência dos íons potássio, que se movimentam no sentido oposto. Pode-se medir a quantidade de sódio que circula através da membrana pela medida da corrente elétrica gerada pelo fluxo iônico.

Quando o potencial de membrana encontra-se no valor normal de repouso, há uma quantidade muito pequena de sódio que flui para o interior do axônio, indicando que os canais de sódio estão fechados. Se o potencial através da membrana for repentinamente alterado para um valor menos negativo que o normal, -60 ou -70 mV, os canais de sódio com portões de voltagem se abrirão e o sódio rapidamente fluirá para o interior da célula, impelido pela alta concentração externa. Isso cria uma corrente de sódio que pode ser medida.

A corrente de sódio surge em uma fração de milissegundo da despolarização da membrana e atinge seu valor máximo em uns poucos milissegundos. Ela depois é reduzida gradativamente e volta a ser quase nula, embora a membrana esteja ainda despolarizada. Os canais com portões se fecham e permanecem assim, ficando refratários à abertura. Apenas quando o potencial de membrana tiver retornado ao valor do potencial de repouso original, o que ocorre após vários milissegundos, é que os canais serão novamente abertos em resposta à despolarização da membrana.

Pelo que foi exposto, pode-se agora entender a função dos canais com portões de voltagem na propagação do potencial de ação ao longo do axônio. Considere um determinado ponto de um axônio que esteja parcialmente despolarizado. Os portões de sódio se abrem, os íons sódio fluem para o interior da célula e alteram o potencial de membrana para um potencial de ação completo, p. ex., + 40 mV. Essa modificação causa a despolarização parcial imediata da região adjacente à membrana do axônio, de modo que os canais são aber-

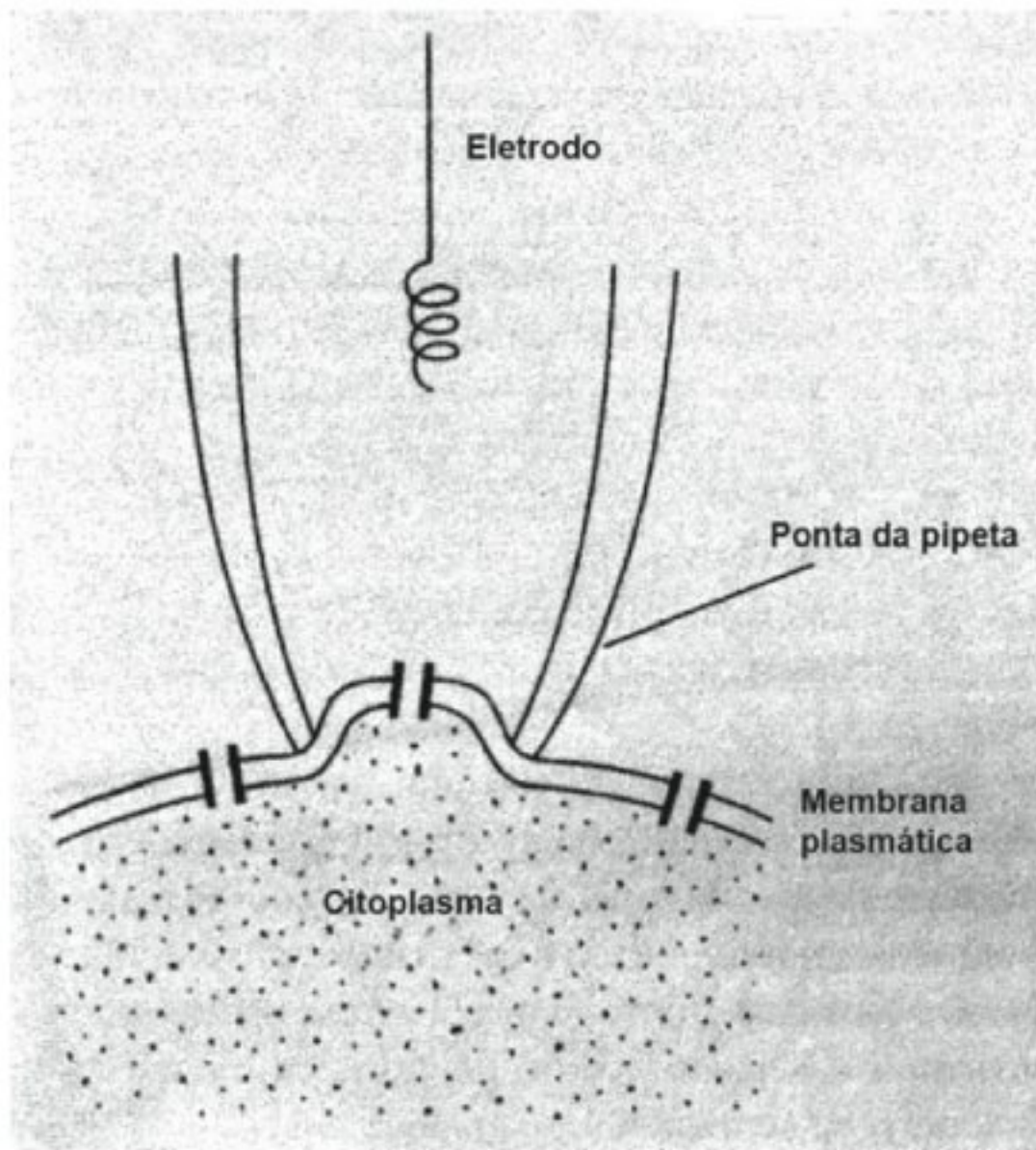


Fig. 11.11 O método de *patch clamp*. Um microeletrodo com a ponta polida é pressionado contra a membrana celular e uma leve sucção é aplicada, enquanto o eletrodo é afastado da célula. Esta técnica dilacera um fragmento minúsculo da membrana que, se obtido com sucesso, contém um ou mais canais iônicos.

tos, e sódio flui para o interior da célula, despolarizando completamente a membrana. Isso afeta a região contígua da membrana, fazendo com que a despolarização se alastre pelo axônio.

O sincronismo de abertura/fechamento dos portões é importante; os canais de sódio e potássio são separados e controlados independentemente e, como foi visto, os canais de potássio abrem-se mais lentamente. Além disso, como os canais podem estar abertos ou fechados (não existe uma situação intermediária), tem-se aí a justificativa para a resposta tudo-ou-nada do axônio: desenvolve-se um potencial de ação integral ou nada ocorre.

O método da “patch clamp”

Uma técnica desenvolvida recentemente possibilitou o estudo direto da ação de canais simples e os efeitos de vários agentes sobre as suas funções. Apesar da técnica ser complexa, o princípio é simples (veja Fig. 11.11).

Devido à sua grande importância em esclarecer a função dos canais iônicos, os dois cientistas alemães que desenvolveram o método, Edwin Neher e Bert Sakmann, foram agraciados com o Prêmio Nobel em 1991.

Ao invés de inserir um eletrodo intracelular convencional na célula (como vimos no estudo do axônio gigante), um microeletrodo com a ponta polida e de apenas um ou dois μm de diâmetro é pressionado contra a superfície de uma célula. Uma leve sucção é aplicada ao eletrodo, para manter a sua ponta conectada à membrana, e ao afastá-lo da célula, uma parte minúscula da membrana pode ser dilacerada, permanecendo aderida à ponta do eletrodo. Já que esta minúscula área, ou *fragmento*, fica aderida na ponta do eletrodo com a parte da membrana que era inicialmente interna em contato com a solução do banho e a parte da membrana que era inicialmente externa em contato com a solução da micropipeta, ela é chamada de fragmento interno/externo. Técnicas similares podem ser usadas para formar preparações com a parte externa para fora, que podem ser úteis porque neste caso a parte externa da membrana pode ser exposta a alterações no fluido do banho.

Com estas técnicas, tornou-se possível medir diretamente o fluxo de corrente do microeletrodo, enquanto um único canal se abre ou fecha. Este método permitiu esclarecer que o canal sozinho abre de uma forma “tudo ou nada”; ou ele fica totalmente aberto ou totalmente fechado, não havendo um estado intermediário. Este resultado importante não poderia ter sido obtido com os registros a partir de uma área maior (como na membrana do axônio gigante), onde milhares de canais se fecham e se abrem de uma forma mais ou menos aleatória.

Igualmente importante é o estudo dos efeitos das alterações na composição dos fluidos do banho, assim como de sua composição iônica, sobre as funções do canal. Da mesma forma, usando-se microeletrodos com dois ou mais canais por fluido, a solução de dentro da pipeta pode ser alterada ou pequenas quantidades de ligantes podem ser aplicadas na membrana, enquanto são registradas as alterações no fluxo de corrente que possam significar o fechamento ou a abertura de um canal.

IMPULSOS NERVOSOS

Até o momento, foram descritas apenas os eventos locais em um determinado ponto da membrana nervosa.

Entretanto, dispomos das informações necessárias para a compreensão de como ocorre a propagação de um potencial de ação ao longo do axônio (isto é, como um impulso nervoso é conduzido por todo o axônio).

Foi visto que uma despolarização local da membrana da célula nervosa aumenta o influxo de sódio e, por meio de retroalimentação positiva, um potencial de ação é gerado. A região imediatamente adjacente da membrana da célula nervosa não tem a capacidade de conservar o seu potencial de repouso integral e é parcialmente despolarizada; a condutância ao sódio é aumentada, resultando em um maior influxo deste íon e assim por diante, até que seja atingido o potencial de ação integral. Dessa maneira, a despolarização alastra-se e ocorre à mesma velocidade de propagação do potencial de ação ao longo do axônio.

Um estímulo muito fraco não resulta em um potencial de ação. Para que isto aconteça, o estímulo deve ter uma determinada intensidade, indicada como intensidade *limiar*. Abaixo desse limiar, o potencial de ação não é desencadeado; mas, se o estímulo exceder o valor limiar, um potencial de ação é gerado. Entretanto, a sua magnitude não é influenciada pela grandeza do estímulo. Suponha que a intensidade do estímulo seja dobrada ou triplicada em relação ao valor limiar, o potencial de ação continua sendo o mesmo. É claro que a razão reside no fato de que o potencial de ação é produzido pela concentração de íons de ambos os lados da membrana e, portanto, o estímulo gera um potencial de ação total ou nada ocorre. Em fisiologia, este tipo de resposta é denominada *resposta tudo-ou-nada*.

Uma vez que o axônio tenha sido despolarizado e tenha havido a geração de um potencial de ação, este se propaga rapidamente por todo o axônio. Como o potencial de ação é resultante da concentração iônica local, ele se propaga ao longo do axônio sem ter a sua magnitude alterada. Isso é denominado de *condução sem decréscimo*, característica fundamental do axônio, diferente, por exemplo, da condução em um condutor elétrico.

A discussão a respeito dos potenciais de ação foi concentrada no axônio gigante da lula porque suas dimensões tornaram-no um excelente objeto de pesquisa. O princípio geral de que uma alteração transitória rápida na permeabilidade da membrana seja acompanhada tanto pela movimentação iônica como por uma alteração no potencial de membrana, não se aplica universalmente ao

funcionamento do nervo. Não há variações uniformes na grandeza do potencial de ação relacionadas ao tamanho do axônio, ou ao tamanho do animal, quer seja um invertebrado ou um vertebrado (Tab. 11.2).

Entretanto, há uma exceção notável ao princípio de que o potencial de ação depende de uma concentração externa elevada de sódio e de uma rápida alteração da permeabilidade da membrana. Embora a maioria dos animais tenha uma concentração extracelular de sódio de cerca de 100 mmoles por litro, ou superior, alguns insetos herbívoros apresentam concentrações de sódio extremamente baixas na hemolinfa, como mostrado na tabela 11.3.

Como os vegetais apresentam um alto teor de potássio e um teor muito baixo de sódio, os animais exclusivamente herbívoros não têm uma fonte de sódio facilmente acessível. Isso é bem conhecido em animais domésticos, bem como em herbívoros selvagens, que buscam avidamente jazidas de salgema na superfície da terra para suprir a necessidade de sódio.

Apesar das concentrações iônicas incomuns de alguns insetos, os potenciais de ação e de repouso dos nervos são semelhantes aos de outros animais. Como isso é possível, se as concentrações iônicas responsáveis pela geração desses potenciais não estão presentes?

Essa situação curiosa é mais fácil de ser entendida quando se sabe que todo o sistema nervoso dos insetos é circundado por uma bainha nervosa que separa o nervo do contato imediato com os fluidos extracelulares. Esta bainha consiste de uma camada externa não-celular e uma membrana interna, o *perineuro*, que é uma camada única de células especializadas. A bainha funciona como uma barreira que separa a superfície do axônio da hemolinfa, limitando a movimentação de materiais entre a hemolinfa e o fluido junto às superfícies neuronais. A concentração de sódio no fluido que banha as superfícies neuronais pode facilmente estar numa ordem de grandeza acima daquela encontrada na hemolinfa (Treherne e Pichon, 1972).

A existência da bainha explica porque o funcionamento do sistema nervoso central é bastante independente de alterações substanciais na composição iônica da hemolinfa. Os potenciais de ação normais no axônio gigante de uma barata têm continuidade mesmo se a concentração externa de potássio for aumentada até 150 mmoles por litro. Entretanto, se a bainha for extraída, o axônio gigante responderá às alterações nas concen-

Tabela 11.2 Potenciais de ação e de repouso em neurônios de diversos animais (Bullock e Horridge, 1965).

Animal	Fibra ou célula	Potencial de repouso (mV)	Potencial de ação máximo (mV)	Duração do potencial (ms)
Lula (<i>Loligo</i>)	Axônio gigante	60	120	0,75
Minhoca (<i>Lumbricus</i>)	Fibra gigante mediana	70	100	1,0
Lagostim (<i>Cambarus</i>)	Fibra gigante mediana	90	145	2
Barata (<i>Periplaneta</i>)	Fibra gigante	70	80–104	0,4
Caranguejo de praia (<i>Carcinus</i>)	Axônio da pata de 30 μ m	71–94	116–153	1,0
Rã (<i>Rana</i>)	Axônio do nervo ciático	60–80	100–130	1,0
Lesma marinha (<i>Aplysia</i>)	Gânglio visceral	40–60	80–120	10
Caracol terrestre (<i>Onchidium</i>)	Gânglio visceral	60–70	80–100	g
Lagostim (<i>Cambarus</i>)	Célula receptora de estiramento	70–80	80–90	2,5
Baiacu (<i>Sphaeroides</i>)	Célula supramedular	50–80	80–110	3
Sapo (<i>Bufo</i>)	Gânglio da raiz dorsal	50–80	80–125	2,8
Sapo (<i>Bufo</i>)	Neurônio motor espinhal	40–60	40–84	2
Coelho (<i>Oryctolagus</i>)	Célula simpática	65–82	75–103	4–7
Gato (<i>Felis</i>)	Neurônio motor espinhal	55–80	80–110	1–1,5

Tabela 11.3 Concentrações de sódio e potássio (em milimoles por litro) na hemolinfa de alguns insetos herbívoros, mostrando abaixa concentração de sódio em comparação a um inseto mais onívoro, a barata.

	Na ⁺	K ⁺
Mariposa da cecrópia, <i>Hyalophora cecropia</i>	2,5	54,0
Bicho de seda, <i>Bombyx mori</i>	9,0	41,3
Mariposa esfingídea, <i>Sphinx ligustri</i>	3,6	49,8
Mariposa, <i>Antheraea polyphemus</i>	2,5	54,1
Inseto-vara, <i>Carausius morosus</i>	15,0	18,0
Barata, <i>Periplaneta americana</i>	161,0	7,9

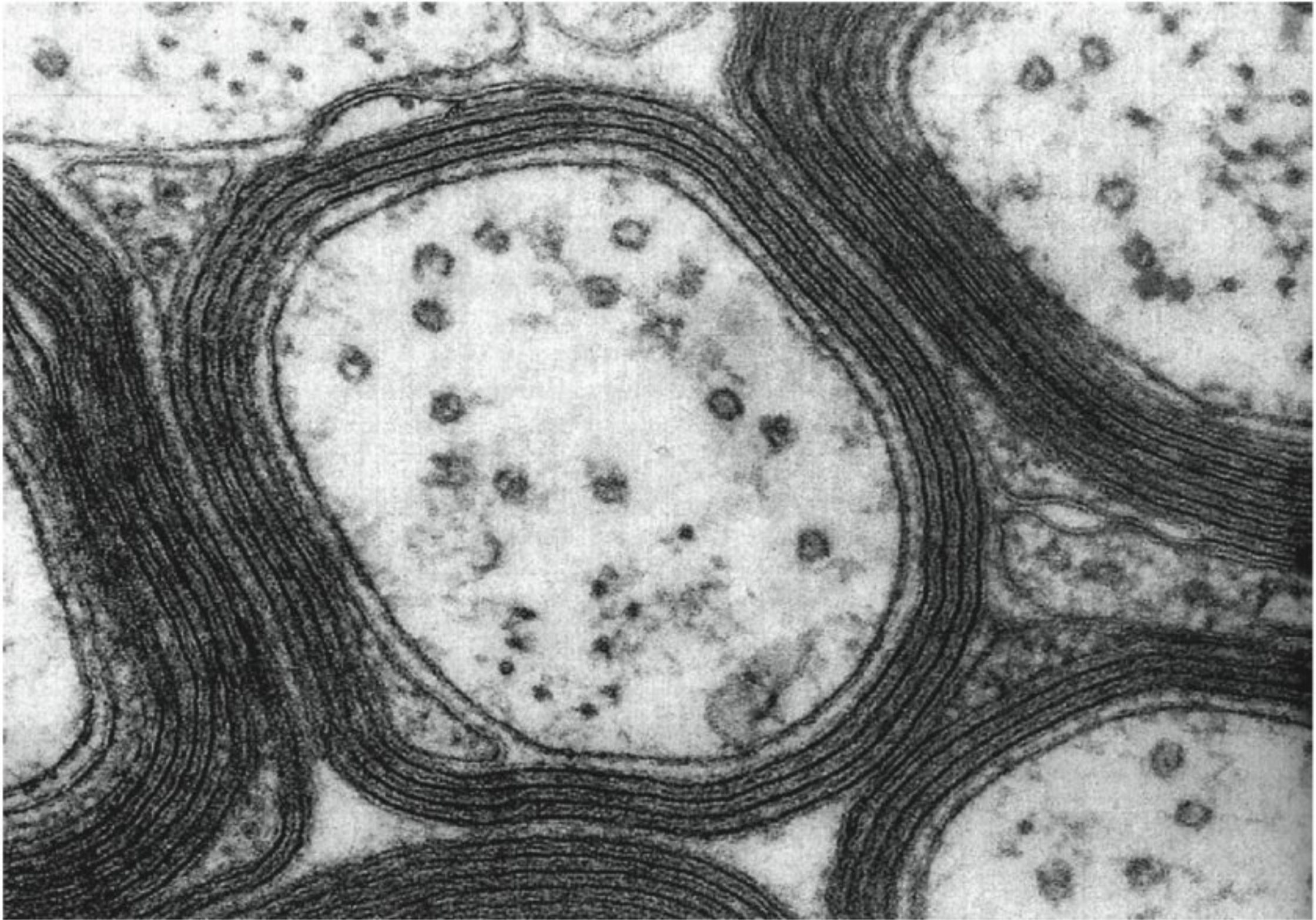
Tabela 11.4 Velocidades de condução (em metro por segundo) em nervos de vários animais. (Dados de Bullock e Horridge, 1965.)

Animais	Nervos motores comuns	Axônios gigantes
Vertebrados		
Gato	30-120	
Cobra	10-35	
Rã	7-30	
Peixe	3-36	
Invertebrados		
Barata	2	10
Lula	4	35
Minhoca	0,6	30
Caranguejo	4	
Caracol	0,8	
Anêmona do mar	0,1	

trações iônicas externas de maneira similar ao axônio gigante da lula.

A questão que persiste é como a concentração de sódio é mantida na superfície do axônio. O mais provável

é que o perineuro esteja envolvido e que uma bomba ativa de sódio auxilie na manutenção de uma elevada concentração deste íon na superfície do axônio, independentemente de alterações na concentração da hemolinfa.



NERVO MIELINIZADO. A secção transversal do nervo óptico de um rato revela as múltiplas camadas de mielina que circundam cada axônio. O nervo óptico contém várias centenas de milhares desses axônios, cada qual com um diâmetro de cerca de 1 μm . (Cortesia de Alan Peters, Centro Médico da Universidade de Boston.)

De fato, essa parece ser a única interpretação possível dos resultados experimentais.

Velocidade de condução

Embora o tamanho do potencial de ação seja semelhante ao da grande maioria dos animais, a velocidade de condução é um tópico totalmente diferente, pois varia enormemente de um nervo para outro e entre os animais. Alguns valores típicos estão relacionados na tabela 11.4.

Os nervos motores de vertebrados apresentam uma velocidade de condução muito superior aos nervos motores comuns de invertebrados. Essa diferença não decorre do fato dos invertebrados viverem a temperaturas mais baixas, pois os vertebrados heterotérmicos também

apresentam velocidades de condução relativamente altas. Se as velocidades de condução para os vertebrados heterotérmicos forem recalculadas para a temperatura corpórea de mamíferos, utilizando-se um Q_{10} de 1,8 (que é característico de fibras nervosas), estarão todas compreendidas dentro do intervalo registrado para os mamíferos. Todavia, isso não é verdadeiro para os invertebrados, embora alguns desses animais possuam poucos axônios de condução rápida, os *axônios gigantes*, que foram mencionados previamente e que são muito maiores que os comuns, com diâmetros de mais de 1 mm. Nesses axônios gigantes, a velocidade de condução é em torno de 10 vezes maior que em axônios comuns de um mesmo animal.

O papel biológico da condução em alta velocidade é evidente, pois está sempre relacionado a um mecanismo

de resposta rápida que o animal utiliza na locomoção, na maioria das vezes para evitar predadores. Uma das reações mais rápidas é a da barata, que em 25 ms reage a um sopro de ar junto à extremidade do abdome (que é provido de pêlos receptores).

Um outro exemplo é a lula, que possui fibras gigantes que se estendem ao longo do manto. Devido à rápida condução nestes axônios gigantes, toda a musculatura do manto pode ser contraída quase que simultaneamente, condição necessária quando a lula nada por propulsão a jato. Se a condução para regiões mais distantes do manto fosse consideravelmente mais demorada, a contração se propagaria lentamente e não criaria o súbito vigoroso jato d'água necessário. Em minhocas, que numa manhã úmida ficam com a metade do corpo para fora da toca, as fibras gigantes permitem uma retração do corpo quase que instantânea em resposta a uma perturbação mecânica, contrastando sobremaneira com a locomoção relativamente lenta, característica desses animais.

De modo geral, há uma relação direta entre a velocidade de condução e o diâmetro do axônio (Hodgkin, 1954). Esta relação pode ser derivada a partir de premissas teóricas, com base na teoria de cabos condutores, onde a velocidade de condução (u) deve ser proporcional à raiz quadrada do diâmetro da fibra (d), ou:

$$u = k \sqrt{d}$$

Grande parte do material de observação indica que esta relação é aproximadamente correta, porém, o valor da constante k varia entre os animais. Portanto, a equação informa que, para um determinado tipo de fibra, pode-se esperar um aumento de 10 vezes na velocidade de condução para um aumento de 100 vezes no diâmetro da fibra. Os axônios gigantes mencionados acima podem ser 50 ou até mesmo 100 vezes mais grossos que os axônios comuns num mesmo animal e a alta velocidade de condução fica dentro dos limites de variação esperada.

Fibras mielinizadas de vertebrados

Os vertebrados não possuem axônios gigantes, embora a velocidade de condução em seus nervos motores seja muito alta – a maior encontrada no reino animal. A razão pela qual os axônios dos mamíferos conduzem rapidamente, embora sejam bastante finos, deve-se

à estrutura peculiar dos mesmos. O axônio inteiro é recoberto por uma delgada bainha constituída por uma substância de origem lipídica, *mielina*, interrompida a curtos intervalos, expondo a membrana do nervo. Os locais expostos são conhecidos como nós, sendo que a distância entre eles varia entre uma fração de milímetro e poucos milímetros (Fig. 11.12). A bainha de mielina é formada a partir das células da glia (ou de sustentação), que crescem formando um envoltório de muitas camadas. O protoplasma deste envoltório desaparece permanecendo apenas as múltiplas camadas da membrana da célula da glia.

Examinemos como ocorre a condução de um impulso em um axônio mielinizado. No nó, o potencial de ação é exatamente igual a qualquer outro potencial de ação (isto é, há uma despolarização local da membrana). Isso significa que esse nó, em relação aos nós adjacentes, torna-se negativo (foi alterada a carga normalmente positiva da membrana), criando instantaneamente uma corrente elétrica entre ele e o nó adjacente, suficiente para iniciar a despolarização e desencadear um potencial de ação no vizinho. É um processo praticamente espontâneo e parece que o potencial de ação salta de um nó para outro. A despolarização no nó propriamente dito é mais lenta, mas à medida que se propaga, causa a despolarização do nó seguinte e assim por diante. A rápida transmissão de um nó a outro é conhecida como *condução saltatória* (do latim, *saltare* = bailar, pular) e por ocorrer quase sem demora, o resultado é uma transmissão rápida dos potenciais de ação em fibras cujo pequeno diâmetro, de outra forma, proporcionaria uma velocidade de condução muito baixa.

A velocidade de condução em um axônio mielinizado de rã foi calculada da seguinte forma. Um axônio mielinizado de 10 μm de diâmetro tem uma velocidade de condução de 20 m s^{-1} e o retardo em cada nó é de aproximadamente 0,06 ms. Como na rã, os nós em um axônio com esse tamanho encontram-se espaçados em cerca de 1,6 mm, verifica-se que a maior parte do tempo de condução é atribuído ao retardo nos nós; a transmissão de um nó a outro consome apenas uma pequena fração do tempo (Tasaki, 1959).

Tal conclusão é reforçada por meio de um método bastante elegante que envolve o resfriamento do nervo, diminuindo a velocidade de propagação de um impulso. Entretanto, se o resfriamento ficar restrito à região entre

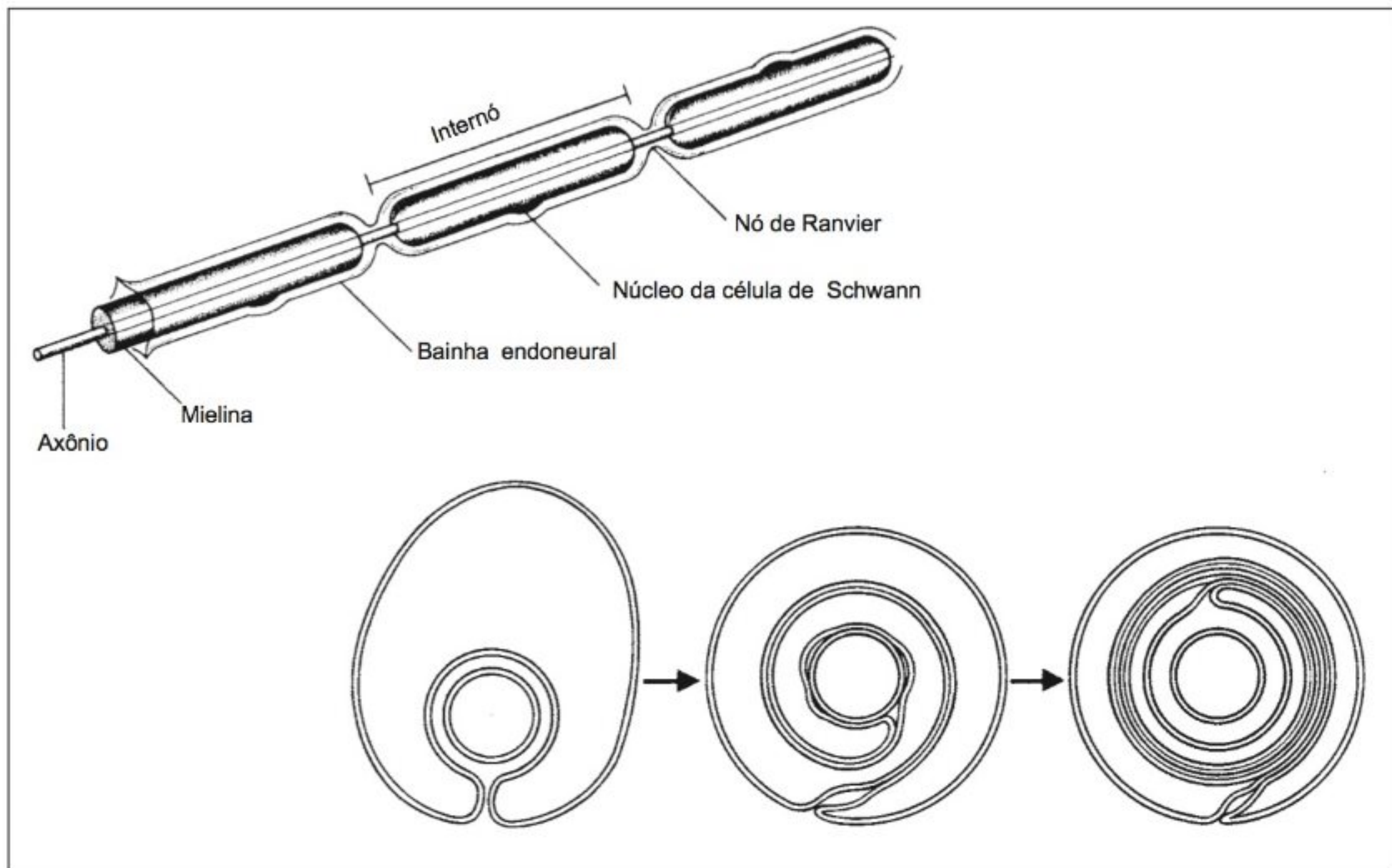


Fig. 11.12 Diagrama de uma fibra nervosa mielinizada (alto). A bainha de mielina desenvolve-se a partir de uma célula de sustentação, que cresce ao redor da fibra nervosa, até que esta fique recoberta por um envoltório de múltiplas camadas da membrana da célula de sustentação (abaixo) (Aidley, 1989).

dois nós, a duração da transmissão entre os nós ficará praticamente inalterada. Este resultado é mais uma vez compatível com a hipótese de que a condução entre os nós é um fenômeno elétrico e que a alteração do potencial no nó é da mesma natureza que o potencial de ação em um axônio desmielinizado (Hodler e col., 1951).

A velocidade de condução em axônios mielinizados ainda depende do diâmetro da fibra, porém, nessas fibras a velocidade de condução é diretamente proporcional ao diâmetro da mesma (Fig. 11.13). O motivo pelo qual a velocidade de condução é superior em axônios mielinizados de diâmetro maior parece ser explicado pela maior distância entre os nós, que aumenta com o aumento do diâmetro do axônio. Como todo o retardo ocorre praticamente nos nós, um pequeno número de nós permite uma propagação global mais rápida do potencial de ação (Rushton, 1951).

O fato de que em fibras mielinizadas a velocidade seja uma função linear do diâmetro da fibra, mas, em fibras desmielinizadas proporcional à raiz quadrada do diâmetro, tem uma consequência interessante. Para diâmetros muito pequenos, menos de $1\ \mu\text{m}$, os axônios mielinizados conduzem mais lentamente que os desmielinizados (Fig. 11.14). Essa observação coincide com o limite inferior para o tamanho real das fibras mielinizadas no organismo, que parecem nunca serem menores que $1\ \mu\text{m}$ de diâmetro. As denominadas fibras C do sistema nervoso simpático são desmielinizadas, sendo que as fibras C maiores e mais rápidas têm diâmetro de $1,1\ \mu\text{m}$ e conduzem a uma velocidade de $2,3\ \text{m s}^{-1}$. Este ponto está indicado por um círculo na figura 11.14.

A maior vantagem dos axônios mielinizados advém do seu tamanho pequeno, possibilitando a existência de um sistema nervoso altamente complexo, com veloci-

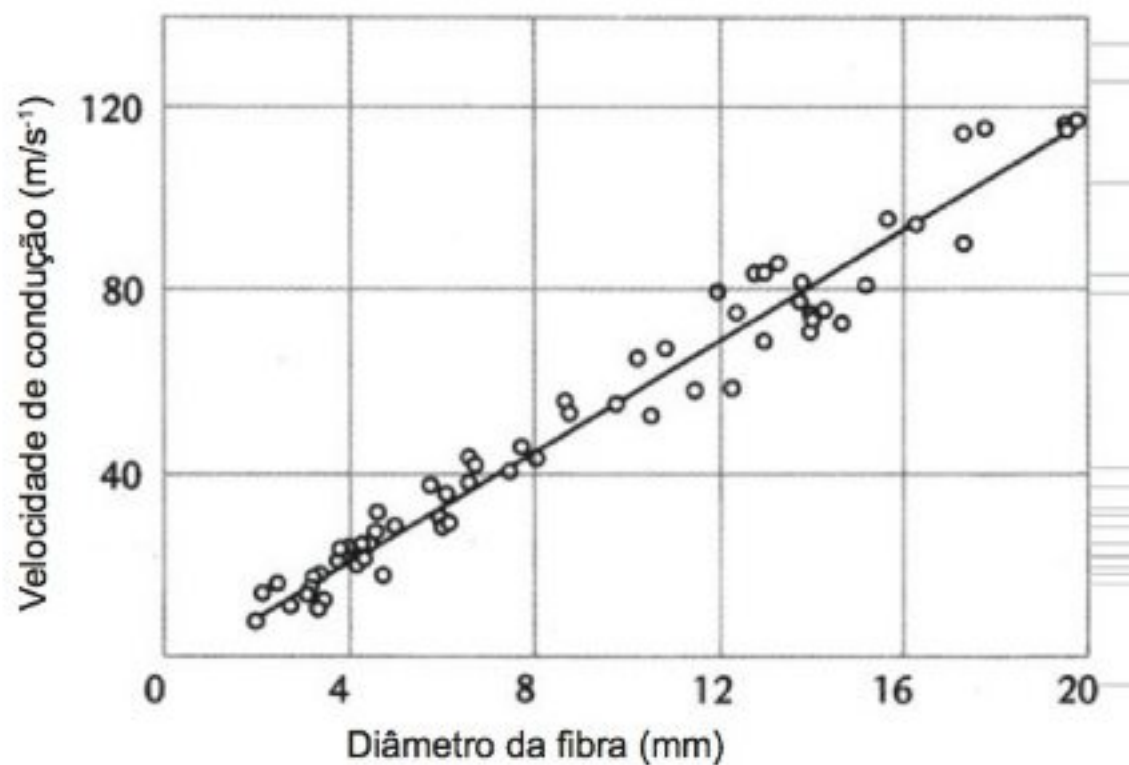


Fig. 11.13 Velocidade de condução em fibras mielinizadas do gato, plotada contra o diâmetro da fibra (Hursh, 1939).

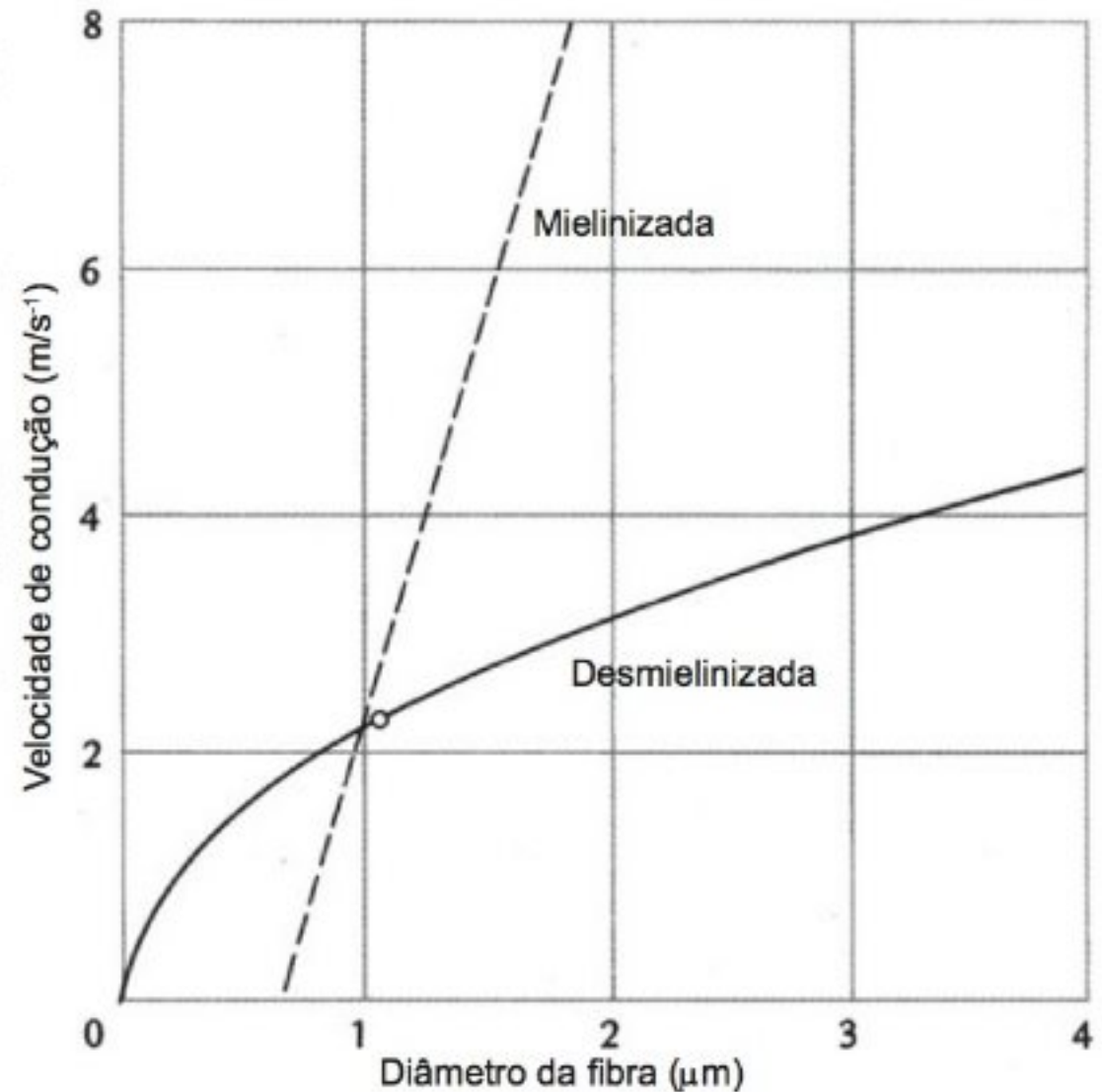


Fig. 11.14 As velocidades de condução em fibras mielinizadas e desmielinizadas são funções distintas do diâmetro da fibra. Portanto, abaixo de um determinado diâmetro, a fibra mielinizada conduz mais lentamente que a fibra desmielinizada de igual diâmetro. A reta tracejada é uma extrapolação a partir dos dados na figura 11.13; a linha contínua é uma curva teórica baseada nas fibras C desmielinizadas mais rápidas observadas no gato (Rushton, 1951).

dades de condução altas, sem a desnecessária ocupação de espaço pelas vias. Digamos que haja um aumento de 10 vezes na velocidade de condução de uma dada fibra desmielinizada. Haveria necessidade de um acréscimo de 100 vezes no seu diâmetro e o volume do nervo por unidade de comprimento teria que ser aumentado 10.000 vezes.

Evidentemente, se um diâmetro maior fosse utilizado para aumentar a velocidade de condução, um tronco nervoso que deveria conter centenas ou milhares de axônios desmielinizados se tornaria excessivamente volumoso. Imagine o tamanho do nervo óptico nos seres humanos, caso uma alta velocidade de condução tivesse que ser obtida na ausência de mielinização. Esse nervo possui um diâmetro de 3 mm, mas se tivesse que conter o mesmo número de fibras desmielinizadas e conduzir à mesma velocidade, requereria um diâmetro de 30 cm.

Nervos mielinizados de invertebrados

Foi visto que os vertebrados conseguem uma rápida condução nervosa com o auxílio de uma bainha de mielina e condução saltatória. Muitos invertebrados conseguem uma condução rápida com um maior diâmetro das fibras (isto é, utilizam axônios gigantes quando a condução rápida é essencial, como em reações de fuga). Todavia, a situação real é bem mais complicada.

Os axônios de invertebrados exibem dois tipos de modificações estruturais relacionadas à condução rápida. Primeiro, como anteriormente mencionado, existem axônios gigantes cuja condução rápida está diretamente relacionada às suas propriedades de cabos condutores (Hodgkin 1954). Em segundo lugar, algumas fibras nervosas desses animais são revestidas por múltiplas camadas de bainhas que são surpreen-

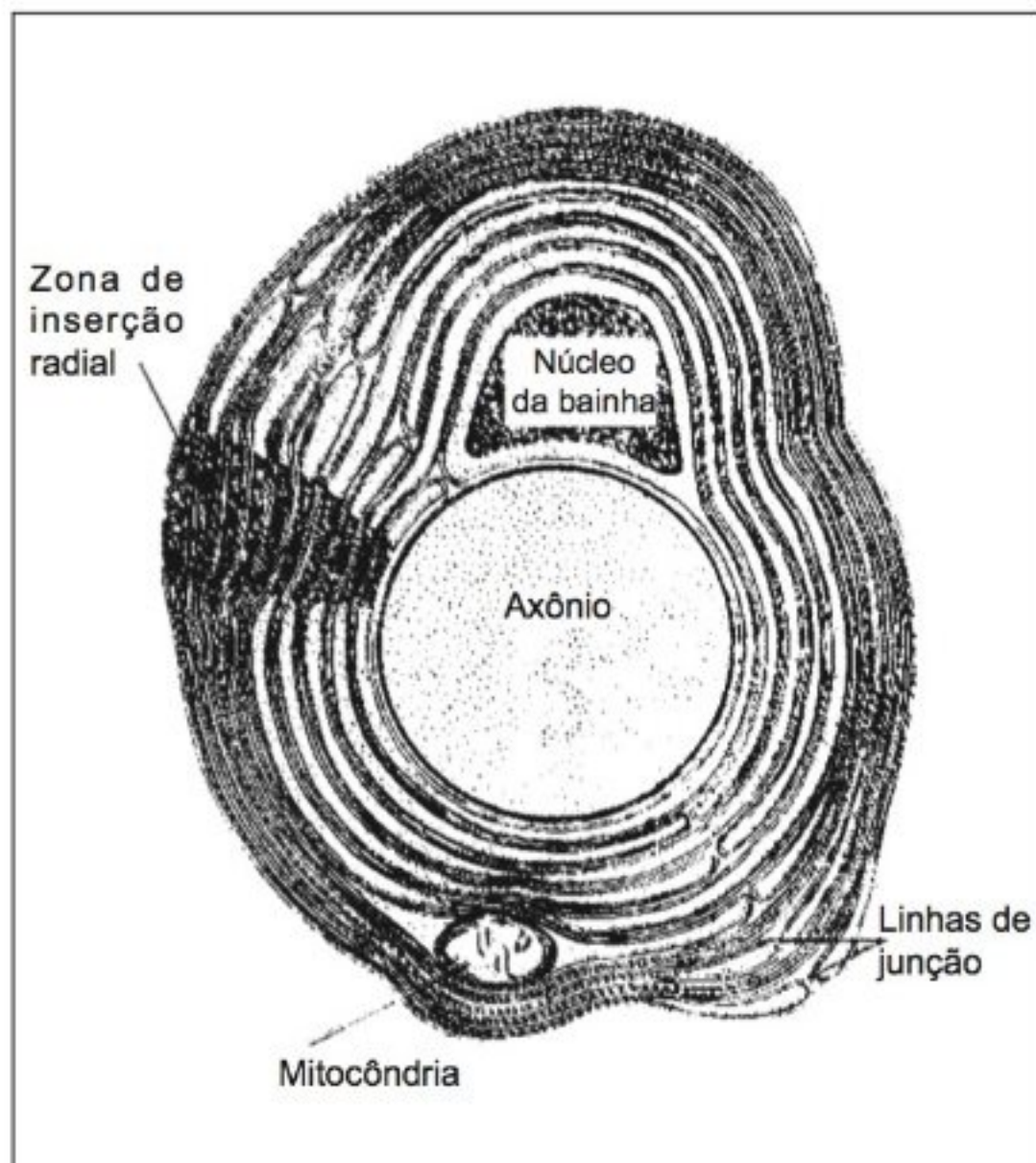


Fig. 11.15 Secção transversal de um axônio de camarão recoberto por múltiplas camadas de bainhas semelhantes à mielina. (Heuser e Doggenweiler 1966. Cortesia de J. E. Heuser e C. F. Doggenweiler e Editora da Universidade Rockefeller.)

dentemente similares à mielinização dos nervos de vertebrados. Tais nervos recobertos por “mielina” foram observados em insetos, minhocas, caranguejos e pitus.

A velocidade de condução nessas fibras é muito superior a de outros nervos de invertebrados de diâmetro similar. Em fibras de pitus (*Palaemonetes vulgaris*), com um diâmetro de 26 μm , a velocidade pode chegar até entre 18 e 23 m s^{-1} (Holmes e col., 1941), de longe maior que a velocidade registrada em fibras nervosas de pequeno diâmetro similares de outros invertebrados. Entretanto, não atinge a mesma velocidade de condução dos axônios mielinizados da maioria dos vertebrados.

As bainhas dos nervos do pitu são um pouco diferentes da mielinização de vertebrados (Fig. 11.15). As camadas encontram-se dispostas de maneira mais frouxa e há um espaço extracelular entre a camada internada bainha e o axônio. Devido a essa disposição, existe um menor número de membranas na bainha do pitu com

uma dada espessura em comparação com a bainha mielinizada de igual espessura dos vertebrados (Heuser e Doggenweiler, 1966).

Uma outra diferença é que os espaços formam um reservatório para íons que aumenta a capacitância da bainha do nervo, influenciando as propriedades condutoras e oferecendo uma explicação plausível para a menor taxa de condução nas fibras do pitu em relação às dos vertebrados. Ademais, o espaçamento entre os nós nas fibras do pitu parece ser menor do que o habitualmente encontrado nos vertebrados e como o maior retardo na condução saltatória ocorre no nó, o maior número de nós explica a menor velocidade de condução. No entanto, a estrutura é notavelmente semelhante aos axônios mielinizados de vertebrados, e para um determinado diâmetro de fibra, a velocidade de condução é surpreendentemente alta.

SINAPSE: EXCITAÇÃO, INIBIÇÃO E COMPUTAÇÃO

Chegamos agora ao aspecto mais importante da função de um sistema nervoso: como as informações são transmitidas de um neurônio a outro? Foi explicado que os sinais são transmitidos pelos axônios e o ponto no qual um axônio está em contato com um outro neurônio é a sinapse.

A transmissão de sinais nas sinapses pode ser de duas formas distintas: *elétrica* e *química*. A transmissão elétrica não é tão comum quanto a química, mas possui características que em determinadas situações conferem vantagens biológicas significativas.

Sinapses elétricas

Na sinapse elétrica, a extremidade terminal de um axônio está tão próxima à membrana do neurônio adjacente que existe uma continuidade elétrica entre o interior do axônio e o neurônio adjacente (Fig. 11.16). Tais conexões são denominadas de junções de hiato (*gap junctions*), pois há uma lacuna entre as duas membranas adjacentes, onde o espaço que as separa não ultrapassa 2 nm (0,002 μm). Este espaço forma uma passagem de baixa resistência que propicia um desvio para a corrente fluir do terminal do axônio para a célula adjacente. Além da passagem de baixa resistência entre o interior de um

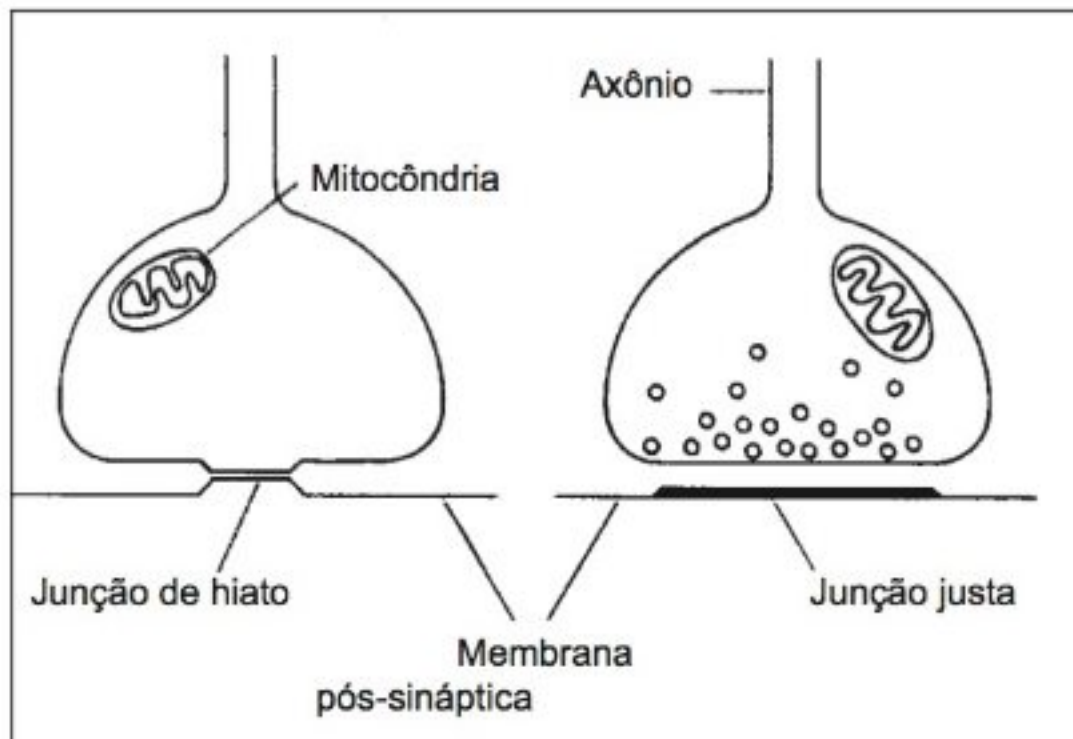


Fig. 11.16 Diagrama da diferença entre sinapses de transmissão elétrica (esquerda) e química (direita).

neurônio e o seu vizinho, a transmissão elétrica também requer uma alta resistência que impeça a propagação lateral da corrente no local de contato.

A transmissão elétrica não apresenta um retardo mensurável e não está, portanto, sujeita à defasagem de tempo característica que ocorre nas sinapses químicas. Tal condição é importante em determinadas sinapses do sistema nervoso de vertebrados e invertebrados.

Sinapses elétricas foram inicialmente demonstradas no cordão nervoso abdominal do lagostim (Furshpan e Potter, 1959) e, desde então, foram verificadas em vários artrópodos, anelídeos, celenterados e moluscos. Em peixes, a transmissão elétrica ocorre em determinadas células nervosas grandes, conhecidas como células de Mauthner, nas quais a transmissão rápida é importante para reações de fuga. Esse tópico será discutido mais adiante neste capítulo. A transmissão elétrica é provavelmente comum em algumas partes do sistema nervoso central de vertebrados, onde pode ter um maior significado funcional (Krnjevic, 1986).

Muitas sinapses elétricas conduzem igualmente bem em ambas as direções, mas em outras, a região de contato permite apenas que a corrente seja transmitida da área pré-sináptica para a pós-sináptica, e não no sentido inverso. Assim, algumas, mas não todas as sinapses elétricas, apresentam propriedades retificadoras, permi-

tindo que impulsos sejam transmitidos em apenas uma direção, como nas sinapses químicas, onde a condução é unidirecional.

Sinapses químicas

A estrutura das sinapses químicas é importante para a compreensão da função (Fig. 11.17). A extremidade terminal do axônio expande-se e forma o *botão do axônio*, que está em contato com um dendrito ou corpo celular de um outro neurônio. O axônio e a próxima célula não se fundem, pois existe um espaço estreito ou um hiato, a *fenda sináptica*, que tem uma largura de cerca de 20 nm. O botão é visto como uma estrutura *pré-sináptica* e o dendrito ou neurônio, como *pós-sináptica*.

A aparência da fenda sináptica e sua largura são surpreendentemente semelhantes em todo o reino animal, porém, a fenda é tão minúscula que a natureza do seu conteúdo ainda permanece praticamente desconhecida. Tem sido proposto que a largura relativamente constante da fenda pode ser melhor explicada se ela não for considerada meramente como um espaço preenchido por fluido, mas contendo uma estrutura de moléculas orientadas, dispostas entre as duas membranas nervosas.

O botão sináptico tem uma importante característica estrutural: contém um grande número de pequenas vesículas que possuem em torno de 20 a 100 nm de diâmetro (Fig. 11.17). A presença de vesículas dessa natureza é tão típica de todas as sinapses químicas, que a presença delas é utilizada por microscopistas eletrônicos como um critério para a existência de uma sinapse.

A transmissão de um impulso do botão pré-sináptico para o neurônio pós-sináptico ocorre com a liberação, a partir do interior das vesículas sinápticas, de uma *substância química transmissora* que se difunde através da fenda sináptica, afetando a membrana pós-sináptica. A maior parte do que é conhecido a respeito do mecanismo de transferência sináptica é proveniente de estudos da junção neuromuscular, pois esta favorece mais os estudos experimentais que a maioria das outras sinapses.

Quando um impulso nervoso atinge o botão pré-sináptico, a alteração no potencial de membrana rapidamente permite o influxo de *íons cálcio* para o interior do terminal. Os íons atravessam canais de cálcio que normalmente estão fechados, porém, abrem-se em res-

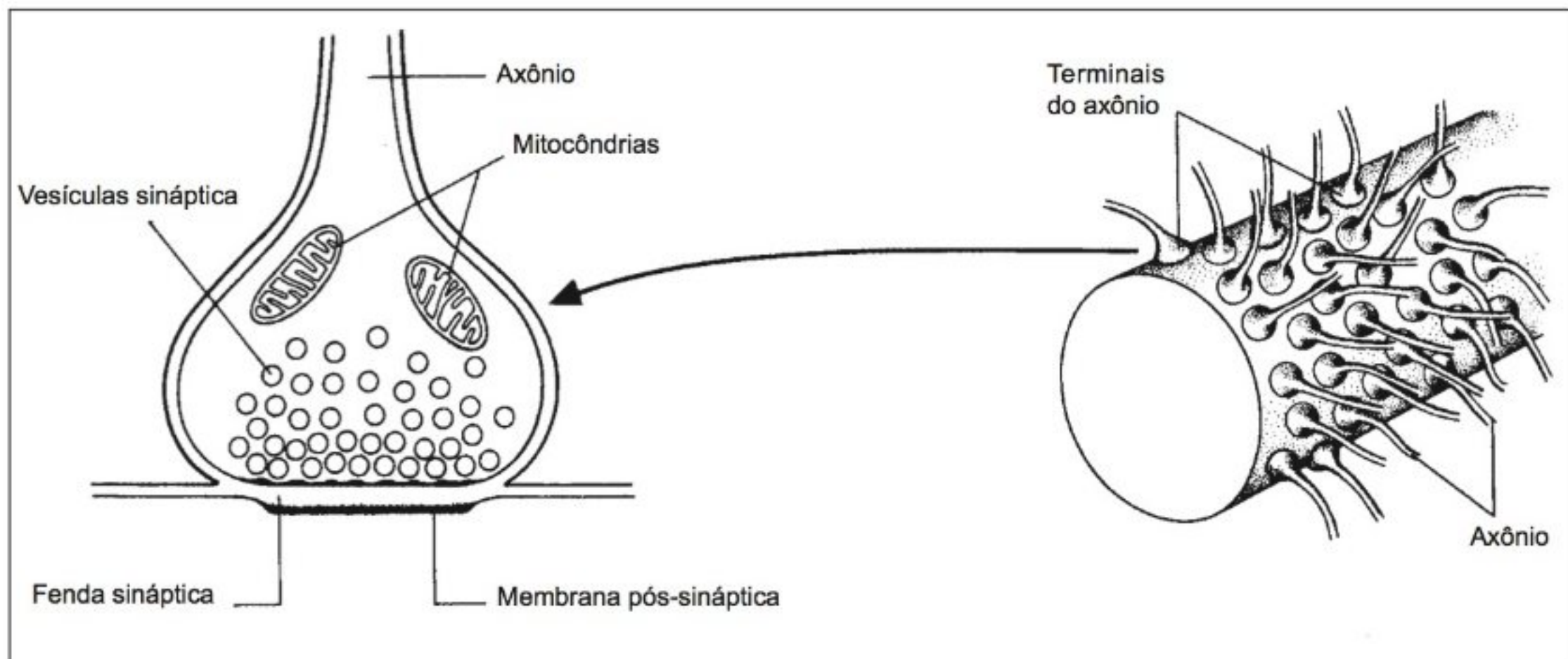
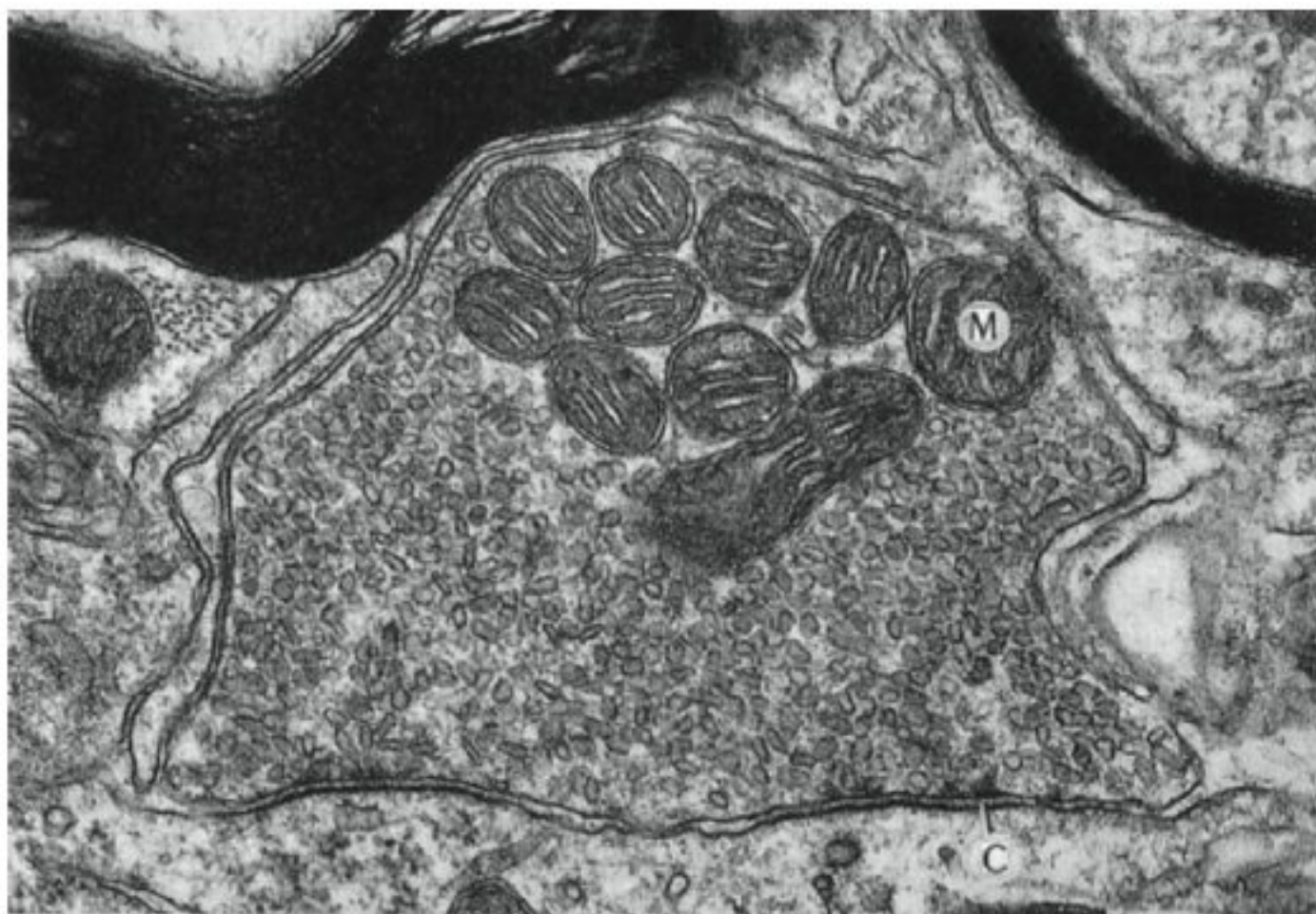


Fig. 11.17 Na sinapse química (o ponto no qual o axônio de um neurônio está em contato com outro neurônio), a extremidade do axônio é dilatada, formando um botão sináptico. Os impulsos são transmitidos ao neurônio receptor por meio de liberação de uma substância química transmissora que se encontra no interior das vesículas sinápticas.



SINAPSE NO SISTEMA AUDITIVO DE UM GATO O terminal sináptico é uma estrutura que contém um grande número de pequenas vesículas oblongas e agregados de mitocôndrias (M). O formato achatado das vesículas é sugestivo de que esta seja uma sinapse inibitória. A porção ativa da membrana sináptica estende-se horizontalmente ao longo da parte inferior do quadro. O diâmetro do terminal é de cerca de 3 μm e a fenda sináptica (F) tem em torno de 0,02 μm de largura. (Cortesia de Nell Cant, Duke University.)

posta à alteração na voltagem da membrana; logo, diz-se que esses canais são providos de *portões de voltagem*. A elevação na concentração de cálcio é extremamente curta, pois o botão contém um mecanismo que rapidamente

seqüestra os íons cálcio. O aumento momentâneo nos íons cálcio afeta as vesículas, que se fundem à membrana pré-sináptica e liberam seus conteúdos de substâncias químicas transmissoras.

A dependência do cálcio para a liberação do transmissor foi estudada por meio da variação da sua concentração no meio circundante. Em um meio pobre em cálcio, pouco ou nenhum transmissor é liberado em resposta a um estímulo nervoso. Em concentrações maiores de cálcio mais transmissor é liberado. Esses estudos permitiram estimar a quantidade de vesículas sinápticas liberadas no processo normal de transmissão (del Castillo e Katz, 1954). Na junção neuromuscular, em torno de 300 vesículas são liberadas a cada estímulo nervoso.

Na junção neuromuscular, o transmissor é a acetilcolina. Cada vesícula sináptica contém em torno de 10.000 moléculas de *acetilcolina*, que rapidamente se difundem através da fenda sináptica em direção à membrana pós-sináptica. Devido à curta distância, a difusão ocorre em uma pequena fração de milissegundo (embora seja mais lenta que a transmissão em sinapses elétricas). Na membrana pós-sináptica, as moléculas de acetilcolina ligam-se a *receptores específicos*. As moléculas receptoras, proteínas constituintes da membrana pós-sináptica, formam canais que normalmente estão fechados, porém, abrem-se em resposta à acetilcolina e possibilitam o fluxo de íons sódio e potássio. Esses canais são, portanto, considerados canais de *portões químicos* ou de *ligantes*, ao contrário dos canais de cálcio de portões de voltagem, presentes na membrana pré-sináptica.

Cada molécula do canal requer duas moléculas de acetilcolina para que a abertura possa ocorrer; o canal permanece aberto por um breve período, durante o qual uma média de 20.000 íons sódio e potássio fluem através dele, antes que se feche novamente. Como consequência da movimentação iônica, a diferença de potencial através da membrana é reduzida e pode se aproximar de zero. A magnitude da redução do potencial depende do número de canais abertos e do tempo que assim permanecem.

Pode-se entender agora o porquê das sinapses químicas transmitirem os impulsos em apenas uma direção. Como a transmissão depende da liberação de uma substância transmissora, que está presente apenas no botão pré-sináptico, não há como a transferência de impulsos ocorrer na direção oposta.

A discussão acerca da transferência de informações em uma única sinapse não reflete de forma apropriada a

imensa complexidade da função do sistema nervoso. A maioria dos axônios é altamente ramificada e conecta-se a um grande número de outros neurônios. Embora o neurônio isolado emita apenas um axônio, este pode se ramificar amplamente e conectar-se a um grande número de outros neurônios. Conseqüentemente, cada neurônio isolado deve também receber um grande número de axônios que têm terminações no neurônio ou nos seus dendritos (Fig. 11.18).

Geralmente, existem centenas de sinapses em um único neurônio no sistema nervoso central, ao passo que outros neurônios da medula espinal de vertebrados podem ter milhares de sinapses. Alguns neurônios especializados são tão densamente recobertos por botões sinápticos que se estima que um único neurônio pode ter aproximadamente 10.000 conexões sinápticas. Isso, associado ao enorme número de neurônios (calculado em mais de 10.000.000.000 no sistema nervoso de seres humanos), deve dar uma noção da complexidade do sistema nervoso central. Deve-se enfatizar, entretanto, que as conexões não estão de modo algum dispostas ao acaso; elas são altamente específicas e formam tratos no sistema nervoso central que funcionam de maneira precisa. Esses tratos têm sido estudados e descritos minuciosamente por neuroanatomistas e neurofisiologistas.

Na discussão acerca da transmissão neuromuscular, vimos que a substância transmissora é a acetilcolina. Entretanto, várias outras substâncias são conhecidas como transmissoras em outras regiões do sistema nervoso e algumas serão abordadas no próximo capítulo. Contudo, convém mencionar que a ação das substâncias neurotransmissoras depende de *proteínas receptoras* específicas, presentes na membrana pós-sináptica, assim como de canais de portões químicos, que podem apresentar seletividades diferentes. Alguns deixam passar, com igual facilidade, sódio e potássio, mas outros podem ser altamente seletivos e, portanto, as alterações resultantes do potencial dependem do efluxo de íons potássio ou influxo de íons sódio pelos canais apropriados. As sinapses no cérebro também diferem de modo que a ação da mesma substância pode ser excitatória em algumas sinapses e inibitória em outras. Por esse motivo, deve-se examinar com bastante cuidado os potenciais pós-sinápticos que surgem em resposta às substâncias transmissoras.

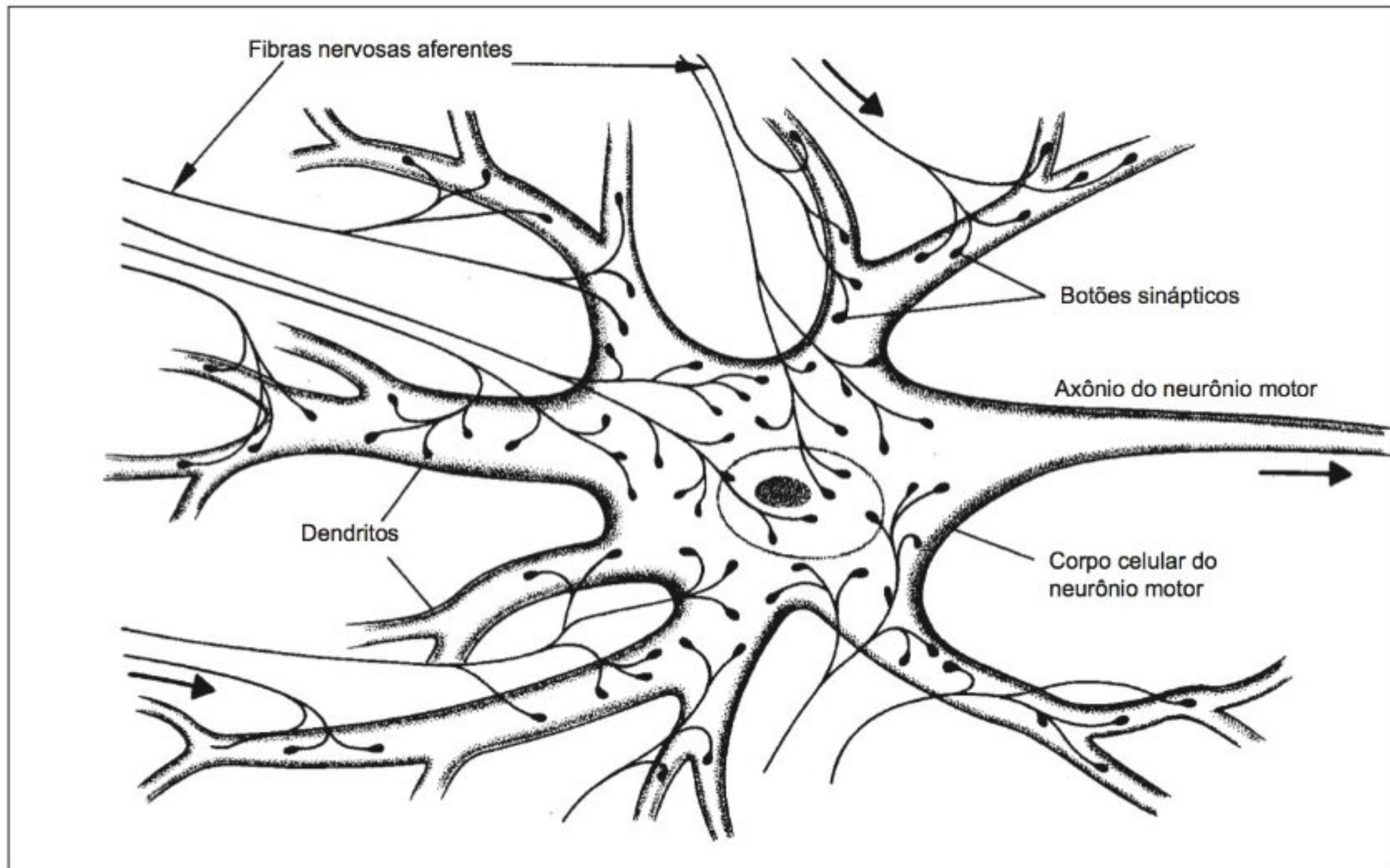
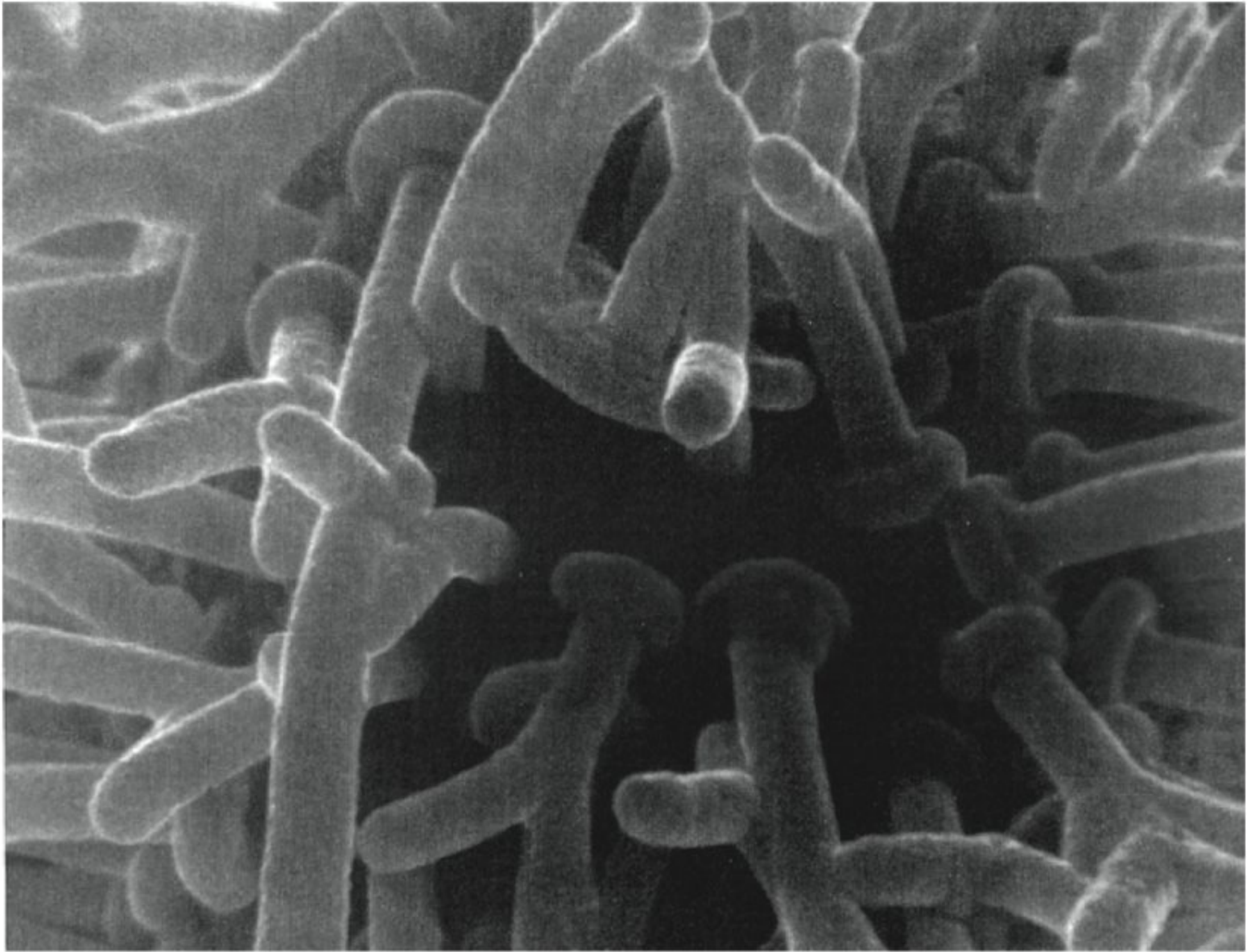


Fig. 11.18 Diagrama mostrando o corpo celular de um neurônio motor e os dendritos que a partir dele se ramificam. Os botões sinápticos são os terminais dos axônios, ou fibras que carregam os impulsos a partir de outras células nervosas. O axônio do neurônio motor vai até a fibra muscular (Eccles, 1965).

Potenciais pós-sinápticos

Alguns dos aspectos mais interessantes da transmissão sináptica dizem respeito aos eventos que ocorrem junto à membrana pós-sináptica, de fato, junto a todo o neurônio pós-sináptico. Há muitos anos foi proposto que alguns dos axônios que chegam a um neurônio eram transmissores de impulsos inibitórios, enquanto outros eram excitatórios. Essa sugestão foi amplamente confirmada e os mecanismos responsáveis pela inibição e excitação foram esclarecidos. Não há diferença entre os impulsos transmitidos por axônios excitatórios e inibitórios; ambos os axônios transmitem o mesmo tipo de potencial de ação e os efeitos opostos são obtidos pela liberação de diferentes substâncias químicas transmissoras dos terminais pré-sinápticos.

A compreensão da transmissão sináptica foi possível quando foram desenvolvidos métodos capazes de realizar registros elétricos diretamente em neurônios isolados. A técnica será descrita de maneira sucinta. São preparadas pipetas de vidro, extremamente delgadas, com pontas de diâmetro menor que 1 μm , preenchidas com solução salina (em geral, cloreto de potássio concentrado), criando-se dessa maneira microeletrodos que podem ser utilizados para o registro de qualquer alteração de potencial entre a ponta e um “terra” comum. À medida que tal microeletrodo for cuidadosamente introduzido em um neurônio, apresentará inicialmente o mesmo potencial que o terra, porém, ao penetrar na membrana do nervo, será registrado um potencial negativo em relação ao terra. Isto é, a região externa à membrana ficará carregada



BOTÕES SINÁPTICOS Esta micrografia eletrônica revela a abundância de botões sinápticos existentes na superfície de um único neurônio no sistema nervoso da *Aplysia*, um molusco marinho. O diâmetro de cada botão terminal discóide é de cerca de 1 μm . (Cortesia de Edwin R. Lewis, Universidade da Califórnia, Berkeley.)

positivamente em relação ao meio interno, exatamente como a membrana do axônio. A membrana parece fazer uma vedação ao redor do vidro e é possível fazer o registro de um neurônio por várias horas enquanto o mesmo continua a funcionar aparentemente de forma normal. Através do uso das pipetas em dois ou mais canais, ao invés de um único, é ainda possível introduzir diminutas quantidades de soluções químicas no local no qual estão sendo realizados os registros.

Por meio dessa técnica, pode-se estudar os eventos que ocorrem no nível da sinapse. Conforme um impulso chega à membrana pré-sináptica, há um retardo de uma

fração de milissegundo antes de ocorrer uma alteração no potencial da membrana pós-sináptica, que é denominado de *potencial pós-sináptico* ou *PPS* (Fig. 11.19). Este potencial, de início, eleva-se rapidamente e depois decresce, porém a uma taxa muito menor.

Os PPS diferem do potencial de ação em dois aspectos importantes: geralmente apresentam uma pequena amplitude e têm uma duração muito mais prolongada, às vezes, 10 a 100 vezes maior. Essas características resultam em duas consequências importantes: um único PPS raramente (se alguma vez) é suficiente para gerar um potencial de ação no neurônio pós-sináptico e a

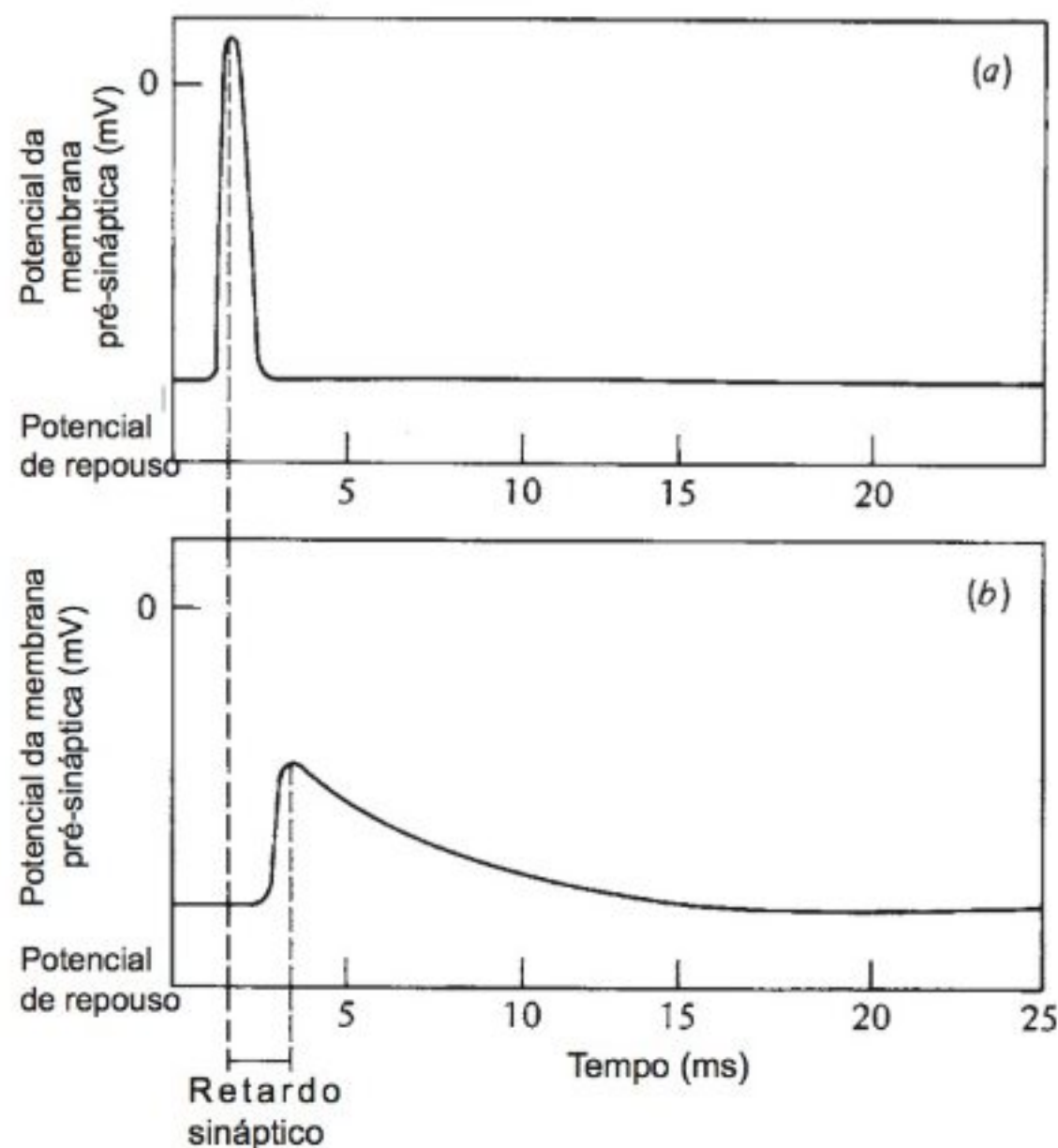


Fig. 11.19 A chegada de um potencial de ação no botão terminal (a) gera uma elevação do potencial da membrana pós-sináptica, o potencial pós-sináptico (b), que é menor, porém, de duração muito mais prolongada (Stevens, 1966).

sua duração prolongada possibilita uma grande interação com outros PPS em um mesmo neurônio, tanto na mesma sinapse como em sinapses adjacentes de um mesmo neurônio. Essa interação é muito importante e requer uma discussão mais detalhada dos eventos pós-sinápticos.

O que gera o PPS? Será admitido que o PPS resulta da liberação de uma substância transmissora pela membrana pré-sináptica e que o retardo corresponde à liberação do transmissor e ao tempo de difusão através da fenda sináptica.

A substância transmissora mais bem conhecida é a *acetilcolina*, cuja função nas sinapses e na junção neuromuscular foi estudada a fundo. Na sinapse, a magnitude do PPS parece estar diretamente relacionada à quantidade de acetilcolina liberada. Entretanto, o sistema

não poderia funcionar a menos que a acetilcolina fosse rapidamente removida, pois, caso contrário, ela gradualmente acumularia e um PPS contínuo seria mantido. A enzima *acetilcolinesterase* está sempre presente na sinapse e é responsável pela hidrólise e, portanto, remoção do transmissor. Conforme diminui a quantidade de substância transmissora, o PPS gradualmente decai.

Somação

Se um segundo impulso atingir o mesmo terminal do axônio, antes do PPS precedente ter decaído completamente, a quantidade de substância transmissora aumentará e o PPS resultante será maior. Portanto, observa-se uma somação de dois impulsos e, por ser uma somação ao longo do tempo, é conhecida como *somação temporal*.

Suponha que uma longa série de impulsos atinja o axônio terminal a uma velocidade constante. Os PPS são somados, gerando um PPS integral que está diretamente relacionado à frequência de chegada do impulso. Se a frequência for aumentada, o PPS aumentará e será estabelecido um novo PPS num nível onde a taxa de decaimento do transmissor iguala-se à taxa de liberação a partir do axônio terminal. A magnitude do PPS, portanto, é uma expressão direta da frequência de impulsos no axônio; em outras palavras, o PPS é um potencial *modulado pela frequência*.

Assim fica esclarecido como uma série de potenciais de ação, cada um deles um evento do tipo tudo-ou-nada de magnitude constante, pode ser usada para a transmissão de informação acerca de um sinal modificador. Por exemplo, um aumento na magnitude de um sinal de um neurônio sensorial é codificado e transmitido no seu axônio como um aumento na frequência dos potenciais de ação; ao atingir a sinapse, o sinal é decodificado como um PPS de magnitude diretamente relacionada àquela do sinal original.

No neurônio pós-sináptico existem numerosas sinapses sobre sua superfície. O PPS em uma sinapse não fica completamente restrito à área sob o botão do axônio, ele se alastra às áreas imediatamente adjacentes, com decréscimo da magnitude à medida que a distância aumenta. Essa dispersão espacial significa que há uma ligeira alteração no potencial de membrana nas adjacências da sinapse. Se um impulso atingir uma outra sinapse nessa área, o novo PPS será adicionado ao potencial

existente e tal somação no espaço é conhecida como *somação espacial*.

Foi visto que as várias entradas em um neurônio, que chegam em sinapses diferentes, influenciam umas às outras e podem ser somadas por somação temporal e espacial. Estes dois tipos de somação formam a base para computações em cada neurônio e, conseqüentemente, em todo o sistema nervoso.

Antes de continuar a discussão sobre os processos de integração, devemos conhecer que efeitos os potenciais pós-sinápticos exercem sobre o neurônio. Foi mencionado que os PPS são geralmente insuficientes para causar um potencial de ação no neurônio pós-sináptico. Entretanto, há uma área do neurônio, o “*montículo*”, próximo à origem do axônio, que dispara potenciais de ação se estimulado o suficiente pela despolarização da membrana.

Se muitos impulsos excitatórios atingirem várias sinapses de um neurônio, uma combinação de somação temporal e espacial poderá resultarem um PPS de magnitude suficientemente grande para fazer com que a propagação passiva atinja e despolarize a *colina do axônio*, criando dessa maneira um potencial de ação.

Excitação e inibição

Até o momento não foi considerada a polaridade do PPS. Um PPS pode, com efeito, diminuir ou aumentar o potencial normal da membrana. Se o potencial da membrana pós-sináptica for ligeiramente diminuído, ou despolarizado pelo PPS, a alteração irá na direção que normalmente resulta em um potencial de ação, conhecido como *potencial excitatório pós-sináptico* (PEPS). Se o PPS causar um aumento no potencial de membrana normal, ou uma hiperpolarização, seu efeito será contrário àquele que resulta em um potencial de ação. Tal é conhecido como *potencial inibitório pós-sináptico* (PIPS), pois tende a inibir a geração de um potencial de ação.

Embora existam várias substâncias transmissoras diferentes, excitatórias e inibitórias, acreditou-se no início que um determinado terminal pré-sináptico sempre liberaria apenas uma substância transmissora, característica deste tipo de sinapse. Esse conceito é conhecido como o dogma “um neurônio, um mensageiro”. No nível da junção neuromuscular de vertebrados, na qual a acetilcolina é o transmissor, isso é indubitavelmente verdadeiro.

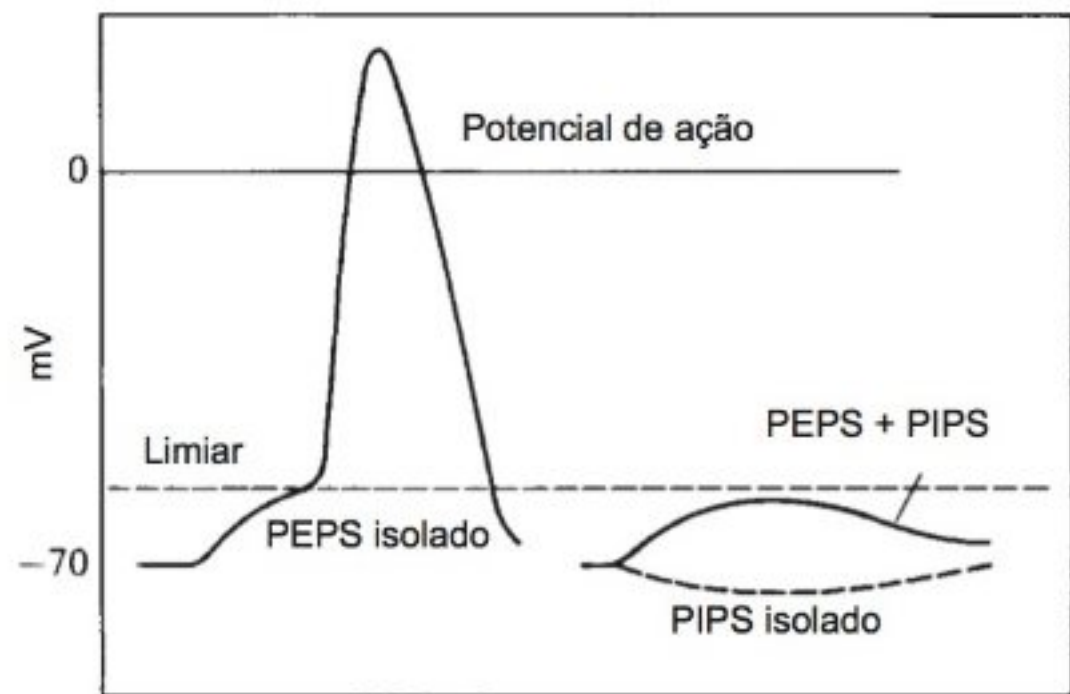


Fig. 11.20 Quando um PEPS atinge um determinado valor limiar (à esquerda), ele induz a descarga de um potencial de ação integral. Se um PIPS ocorrer ao mesmo tempo, o efeito combinado evitará que a despolarização atinja o valor limiar (à direita), e nenhum potencial de ação será desencadeado (Keynes e Aidley, 1981).

Entretanto, há evidências da coexistência de múltiplos mensageiros químicos em células nervosas isoladas, tanto no sistema nervoso central como no periférico (Millhorn e Hökfelt, 1988).

O que torna esse conceito tão importante é que as substâncias transmissoras e, portanto, os botões sinápticos isolados, podem ser tanto excitatórias como inibitórias. Será discutido mais adiante a importância dos sinais excitatórios e inibitórios; neste ponto, será apenas mencionado que a coexistência de transmissores conhecidos como excitatórios e inibitórios foi demonstrada em terminais nervosos do cérebro do rato, conhecidos como sinaptossomos (Docherty e col., 1987).

A interação dos impulsos excitatórios e inibitórios está indicada na figura 11.20. Um PEPS isolado causa uma despolarização parcial da membrana pós-sináptica e, se a despolarização atingir o limiar, um potencial de ação total será deflagrado. Se também ocorrer um PIPS, a somação das duas cargas contrárias impedirá que a membrana atinja o limiar para disparar o potencial de ação.

A deflagração de um potencial de ação depende dos impulsos que um neurônio recebe das diferentes sinapses e do sincronismo desses impulsos. Os PEPS

transformam uma série de impulsos que chegam em uma despolarização sustentada; os PIPS convertem uma série de impulsos em uma hiperpolarização sustentada. Um determinado neurônio responde de modo diferente às informações que chegam, dependendo da informação recebida recentemente ou que esteja recebendo de outras fontes. Sob certas circunstâncias, quando um neurônio já estiver parcialmente despolarizado, um potencial excitatório adicional poderá ser suficiente para deflagrar um potencial de ação, embora em outras ocasiões o mesmo PEPS seria insuficiente.

Essas características explicam como um único neurônio pode integrar as informações recebidas de várias fontes. Embora a sinapse seja uma válvula unidirecional, a quantidade de integração e computação que resulta de sinapses excitatórias e inibitórias, em combinação com a somação temporal e espacial, tornam um único neurônio um dispositivo formidável nos processos de computação do sistema nervoso.

Inibição pré-sináptica

Devemos considerar mais uma característica dos neurônios: um processo importante que é conhecido como *inibição pré-sináptica*, que pode ocorrer quando uma fibra inibitória conecta-se diretamente ao botão terminal de uma fibra excitatória (Fig. 11.21). Um impulso na fibra inibitória causa a hiperpolarização do botão excitatório. Conseqüentemente, um impulso que chega ao axônio excitatório faz com que uma quantidade de transmissor menor que a normal seja liberada, resultando em um PPS reduzido. A razão para o PPS reduzido está localizada no botão excitatório terminal, como indicado pelo termo *inibição pré-sináptica*.

À primeira vista, pode parecer sem importância se a inibição é pré ou pós-sináptica, mas há algumas diferenças importantes. A inibição pré-sináptica é altamente seletiva, pois exerce efeito apenas em sinais que atingem aquela sinapse em particular. Por outro lado, a inibição pós-sináptica atua pela subtração de todos os PPS excitatórios que chegam ao neurônio, constituindo, portanto, uma inibição não-seletiva. A inibição pré-sináptica tem mais uma característica adicional: não é simplesmente uma inibição aditiva (como é a somação pós-sináptica), pois influencia a transmissão de cada impulso em um trem maior de impulsos que chega com o sinal. Por esse motivo, a inibição pré-sináptica aumenta a especi-

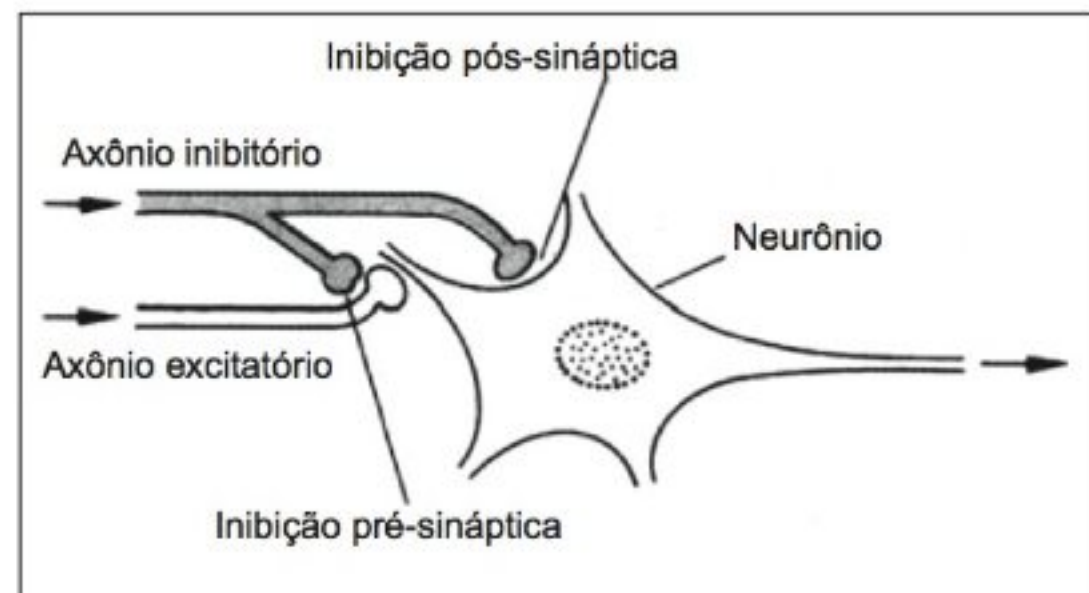


Fig. 11.21 Impulsos em um axônio inibitório podem exercer seus efeitos em um botão excitatório terminal via pós-sináptica, diretamente em um neurônio, ou via pré-sináptica.

ficidade e a complexidade da integração que ocorre no nível neuronal.

Fuga: movimento da cauda

A reação normal de fuga de um peixe é uma batida repentina da cauda, seguida por natação ondulatória normal. A reação é dirigida por duas notáveis células nervosas de tamanho grande, as *células de Mauthner*, localizadas no cérebro de peixes teleósteos. A função delas é integrar e retransmitir informações dos órgãos sensoriais e do cérebro para os nervos motores que impulsionam os músculos do organismo.

As células de Mauthner recebem um intenso suprimento de entradas nervosas, muitas delas formando sinapses elétricas, ao invés de químicas. A principal via de saída da célula de Mauthner é através de um grande axônio, que, a partir de cada uma dessas células, cruza em direção ao lado oposto, seguindo ao longo da medula espinhal, onde forma sinapses com neurônios motores que inervam os principais músculos da natação (Diamond, 1971).

A importância da célula de Mauthner reside na sua reação às informações sensoriais, especialmente aquelas produzidas por distúrbios mecânicos na água. Como resposta, a célula de Mauthner descarrega um único impulso para o grande axônio, que cruza em direção ao lado oposto e causa uma contração muscular rápida e vigorosa (isto é, uma batida rápida da cauda, seguida por movimentos natatórios normais). Essa reação de fuga pode ser facilmente observada em peixes de aquário quando o vidro é tocado.

O que aconteceria se ambas as células de Mauthner disparassem impulsos simultaneamente? Se os músculos dos dois lados contraíssem ao mesmo tempo, não haveria movimento, residindo aí a importância de um estímulo inibitório.

É praticamente impossível que um estímulo sensorial seja totalmente simétrico bilateralmente, tanto em amplitude como em sincronismo e, por esse motivo, uma célula de Mauthner é geralmente ativada um pouco antes da outra. Cada célula envia conexões inibitórias para a célula do lado oposto e, quando uma dispara um impulso, a outra é inibida. É nesse ponto que a velocidade da transmissão sináptica elétrica é importante, pois faz com que a transmissão ocorra quase que instantaneamente. Uma sinapse química envolveria um retardo e a inibição da segunda célula de Mauthner poderia não ocorrer rápido o suficiente para impedi-la de disparar um impulso.

A superioridade da transmissão elétrica junto à sinapse reside na sua velocidade; o retardo característico das sinapses químicas é eliminado. Essa economia de tempo explica a importância do mecanismo de processamento rápido de sinais no sistema nervoso. Quando uma célula de Mauthner dispara, ela quase que instantaneamente inibe a outra célula, impedindo desse modo uma contração paralisante simultânea em ambos os lados.

Com exceção dos locais onde há grande necessidade de velocidade, a transmissão química parece ser superior. A maior vantagem ocorre provavelmente em relação à duração de uma alteração, excitatória ou inibitória, pois a presença de um transmissor químico possibilita a integração por períodos mais prolongados. A preponderância da transmissão química implica em uma superioridade funcional e pode-se supor, como uma explicação racional, o maior refinamento nas interações temporais.

A discussão sobre transmissão nervosa e integração foi centralizada no papel dos potenciais de ação. Foi visto o papel fundamental da liberação de substâncias químicas transmissoras na comunicação entre os neurônios. O papel da acetilcolina na transmissão sináptica e neuromuscular é apenas um exemplo da abundância de substâncias altamente ativas do ponto de vista fisiológico. Mais adiante será visto que os neurônios do sistema nervoso central produzem e liberam uma grande varie-

dade de substâncias que exercem efeitos consideráveis, como os hormônios. De fato, todo o sistema endócrino é controlado e regulado pelo sistema nervoso, tanto nos vertebrados como em muitos invertebrados.

REFERÊNCIAS

- Aidley, D. J. (1989) *The Physiology of Excitable Cells*, 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 508 pp.
- Baker, P. F., Hodgkin, A. L., and Ridgway, E. B. (1971) Depolarization and calcium entry in squid giant axons. *J. Physiol.* 218:709–755.
- Baker, P. F., Hodgkin, A. L., and Shaw, T. I. (1961) Replacement of the protoplasm of a giant nerve fibre with artificial solutions. *Nature, Lond.* 190:885–887.
- Baker, P. F., Hodgkin, A. L., and Shaw, T. I. (1962) Replacement of the axoplasm of giant nerve fibres with artificial solutions. *J. Physiol.* 164:330–354.
- Bullock, T. H., and Horridge, G. A. (1965) *Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates*, vols. 1 and 2. San Francisco: Freeman. 1719 pp.
- Caldwell, P. C., Hodgkin, A. L., Keynes, R. D., and Shaw, T. I. (1960) The effects of injecting “energy-rich” phosphate compounds on the active transport of ions in the giant axons of *Loligo*. *J. Physiol., Lond.* 152:561–590.
- del Castillo, J., and Katz, B. (1954) Quantal components of the end-plate potential. *J. Physiol.* 124:560–573.
- Diamond, J. (1971) The Mauthner cell. In *Fish Physiology*, vol. 5, *Sensory Systems and Electric Organs* (W. S. Hoar and D. J. Randall, eds.), pp. 265–346. New York: Academic Press.
- Docherty, J., Bradford, H. F., and Wu, J.-Y. (1987) Co-release of glutamate and aspartate from cholinergic and GABAergic synaptosomes. *Nature, Lond.* 330:64–66.
- Eccles, J. (1965) The synapse. *Sci. Am.* 212: 56–66.
- Furshpan, E. J., and Potter, D. D. (1959) Transmission at the giant motor synapses of the crayfish. *J. Physiol.* 145:289–325.
- Goldman, D. E. (1943) Potential, impedance, and rectification in membranes. *J. Gen. Physiol.* 27:37–60.
- Heuser, J. E., and Doggenweiler, C. F. (1966) The fine structural organization of nerve fibers, sheaths, and glial cells in the prawn, *Palaemonetes vulgaris*. *J. Cell. Biol.* 30:381–403.
- Hodgkin, A. L. (1954) A note on conduction velocity. *J. Physiol.* 125:221–224.

- Hodgkin, A. L., and Horowicz, P. (1959) The influence of potassium and chloride ions on the membrane potential of single muscle fibres. *J. Physiol., Lond.* 148:127–160.
- Hodgkin, A. L., and Huxley, A. F. (1952) The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of *Loligo*. *J. Physiol.* 116:497–506.
- Hodgkin, A. L., and Keynes, R. D. (1955) Active transport of cations in giant axons from *Sepia* and *Loligo*. *J. Physiol.* 128:28–60.
- Hodler, J., Stämpfli, R., and Tasaki, I. (1951) Ueber die Wirkung internodaler Abkühlung auf die Erregungsleitung in der isolierten markhaltigen Nervenfasern des Frosches. *Pflügers Arch.* 253:380–385.
- Holmes, W., Pumphrey, R. J., and Young, J. Z. (1941) The structure and conduction velocity of the medullated nerve fibres of prawns. *J. Exp. Biol.* 18:50–54.
- Hursh, J. B. (1939) Conduction velocity and diameter of nerve fibers. *Am. J. Physiol.* 127:131–139.
- Keynes, R. D. (1958) The nerve impulse and the squid. *Sci. Am.* 199:83–90.
- Keynes, R. D., and Aidley, D. J. (1981) *Nerve and Muscle*. Cambridge: Cambridge University Press. 163 pp.
- Krnjevic, K. (1986) Ephaptic interactions: A significant mode of communications in the brain. *News Physiol. Sci.* 1:28–29.
- Millhorn, D. E., Hökfelt, T. (1988) Chemical messengers and their coexistence in individual neurons. *News Physiol. Sci.* 3:1–5.
- Rushton, W. A. H. (1951) A theory of the effects of fibre size in the medullated nerve. *J. Physiol.* 115:101–122.
- Stevens, C. F. (1966) *Neurophysiology: A Primer*. New York: Wiley.
- Tasaki, I. (1959) Conduction of the nerve impulse. In *Handbook of Physiology*, sect. 1, *Neurophysiology*, vol. 1 (J. Field, H. W. Magoun, and V. C. Hall, eds.), pp. 75–121, Washington, D. C.: American Physiological Society.
- Treherne, J. E., and Pichon, Y. (1972) The insect blood-brain barrier. In *Advances in Insect Physiology*, vol. 9. (J. E. Treherne, M. J. Berridge, and V. B. Wigglesworth, eds.), pp. 257–313. London: Academic Press.
- Bullock, T. H., and Horridge, G. A. (1965) *Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates*, vols. 1 and 2. San Francisco: Freeman. 1719 pp.
- Bullock, T. H., Orkand, R., and Grinnell, A. (1977) *Introduction to Nervous Systems*. San Francisco: Freeman. 559 pp.
- Changeux, J.-P. (1986) *Neuronal Man: The Biology of Mind*. New York: Oxford University Press. 348 pp.
- Cooke, I., and Lipkin M., Jr. (1972) *Cellular Neurophysiology: A Source Book*. New York: Holt. 1039 pp.
- Eccles, J. C. (1973) *The Understanding of the Brain*. New York: McGraw-Hill, 238 pp.
- Edelman, G. M., Gall, W. E., and Cowan, W. M. (eds.) (1987) *Synaptic Function*. New York: Wiley. 789 pp.
- Field, J., Magoun, H. W., and Hall, V. C. (eds.) (1959–1960) *Handbook of Physiology*, sect. 1, *Neurophysiology*: vol. 1, pp. 1–780 (1959); vol. 2, pp. 781–1440 (1960); vol. 3, pp. 1441–1966 (1960). Washington, D.C.: American Physiological Society.
- Gershenfeld, H. M. (1973) Chemical transmission in invertebrate central nervous systems and neuromuscular junctions. *Physiol. Rev.* 53:1–119.
- Hodgkin, A. L. (1964) The ionic basis of nervous conduction. *Science* 145:1148–1154.
- Huxley, A. F. (1964) Excitation and conduction in nerve: Quantitative analysis. *Science* 145:1154–1159.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., and Jessell, T. M. (eds.) (1991) *Principles of Neural Science*, 3rd ed. Norwalk, CT: Appleton and Lange. 1137 pp.
- Keynes, R. D., and Aidley, D. J. (1991) *Nerve and Muscle*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 181 pp.
- Krieger, D. T., Brownstein, M. J., and Martin, J. B. (eds.) (1983) *Brain Peptides*. New York: Wiley-Interscience. 1032 pp.
- Kuffler, S. W., and Nicholls, J. G. (1976) *From Neuron to Brain*. Sunderland, Mass.: Sinauer. 486 pp.
- Kuffler, S. W., Nicholls, J. G., and Martin, A. R. (1984) *From Neuron to Brain: A Cellular Approach to the Function of the Nervous System*, 2d ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. 651 pp.
- Shepherd, G. M. (1988) *Neurobiology*, 2d ed. New York: Oxford University Press. 640 pp.
- Shepherd, G. M. (1994) *Neurobiology*, 3rd ed. New York: Oxford University Press. 760 pp.
- Young, D. (1989) *Nerve Cells and Animal Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press. 236 pp.

LEITURAS COMPLEMENTARES

Muitas funções estão sob controle hormonal, que com frequência é referido como controle químico, em oposição ao controle nervoso. O termo é infeliz e realmente enganoso. Foi visto que a transmissão de sinais nervosos, no nível da sinapse, é tipicamente de natureza química e, mais adiante, será verificado que o sistema nervoso não é apenas um fator essencial no controle da produção hormonal, mas ele mesmo é um importante produtor de hormônios. Além disso, algumas substâncias químicas, que são normalmente formadas no organismo, não são hormônios. Por exemplo, o dióxido de carbono tem efeitos que são importantes na regulação respiratória, porém, não é um hormônio e não possui função endócrina.

Então, o que se entende pelo termo hormônio? Um *hormônio* é melhor definido como uma substância que é liberada a partir de um órgão ou estrutura bem delimitados e que exerce um efeito específi-

co sobre algumas outras estruturas ou funções distintas.

Para que um hormônio afete um alvo ou órgão específico, o alvo deve ser capaz de receber o sinal e as células devem possuir receptores que respondam ao sinal. De igual importância, outros órgãos que entram em contato com a mesma concentração de hormônio precisam ser refratários; eles devem ser desprovidos dos receptores que são essenciais para a ativação da maquinaria celular que resulta na resposta das células.

Muitas funções fisiológicas estão sob os controles endócrino e nervoso. A maior diferença é que o sistema nervoso funciona como uma rede telefônica, na qual os sinais são transmitidos por fios específicos, atingindo somente o receptor pretendido. O sistema endócrino é mais como um rádio; os sinais são transmitidos indiscriminadamente, via corrente sanguínea, sendo necessários receptores específicos para receber cada tipo de sinal.

COMO É ESTUDADA A FUNÇÃO ENDÓCRINA?

Até há pouco tempo, a endocrinologia e a pesquisa na área de hormônios eram ciências empíricas centralizadas em torno de um procedimento razoavelmente uniforme. Um suposto órgão endócrino é removido, privando-se o organismo da sua fonte normal de hormônio e os efeitos decorrentes são observados. De fato, esse é o procedimento que tem sido utilizado por milhares de anos para a castração de animais machos domésticos. A remoção dos testículos na tenra idade, não somente torna o animal incapaz de se reproduzir, mas também reduz ou elimina muitas características masculinas, tanto anatômicas quanto comportamentais. Dessa forma, os cavalos e touros (bois) castrados tornam-se mais dóceis como animais de trabalho que os machos não castrados.

As alterações causadas pela castração podem, pelo menos em parte, ser revertidas pelo transplante das glândulas apropriadas (neste caso, os testículos) ou pela injeção de extratos de glândulas que contenham hormônios masculinos característicos.

A técnica de remoção de um órgão suspeito de produzir um hormônio, há muito vem sendo a abordagem comum na pesquisa na área endócrina. Os resultados são observados e descritos e, se os sintomas puderem ser atenuados por injeções de extratos do órgão, o passo seguinte é a purificação do extrato, isolamento químico do componente ativo e, por fim, sua síntese química.

Essa abordagem geral tem bastante êxito na pesquisa de órgãos que podem ser removidos, sem causar risco de vida, como as gônadas. Entretanto, muitos órgãos produtores de hormônios têm funções que são essenciais sob outros aspectos e a remoção deles resulta em graves dificuldades. O fígado e os rins, por exemplo, produzem hormônios, porém, a remoção deles rapidamente leva a efeitos fatais não relacionados ao papel desses órgãos como fontes de hormônios.

Radioimunoensaio

A introdução de novas técnicas poderosas modificou completamente a forma de abordar a pesquisa em endocrinologia. O uso de radioisótopos como marcadores e, particularmente, o uso do que se conhece como radioimunoensaio ampliaram a pesquisa na área endo-

crinológica para áreas que há alguns anos nem sequer eram imaginadas.

O método de *radioimunoensaio* foi introduzido por Rosalyn Yalow na década de 70 (Prêmio Nobel em 1977) e atualmente é bastante utilizado na detecção e ensaio de concentrações hormonais extremamente baixas (e de outras substâncias) que estão presentes no sangue circulante. Por exemplo, o hormônio gastrina pode ser detectado a uma concentração de 0,1 pg em 1 cm³ de plasma sanguíneo (Yalow, 1978).

Em princípio, a técnica do radioimunoensaio é bastante simples. A etapa inicial consiste na produção de um anticorpo para a substância em estudo, que é obtido pela injeção da substância a ser estudada em um animal apropriado, por exemplo, o coelho (o coelho serve apenas como uma fábrica para a produção de anticorpos necessários ao ensaio). A substância injetada deve ser um antígeno – por exemplo, uma proteína ou polipeptídeo – que induz à formação de anticorpos no coelho. Se a substância não for um antígeno, ela se ligará inicialmente a uma substância antigênica, como uma proteína estranha, e os anticorpos serão formados junto ao complexo. Os anticorpos específicos produzidos pelo coelho podem, então, ser facilmente obtidos a partir do plasma sanguíneo.

Quando o anticorpo é misturado a uma amostra que contém a substância em estudo (o antígeno original), um complexo insolúvel é imediatamente formado entre o anticorpo e o antígeno. Também deve existir uma quantidade conhecida de antígeno, marcado com um radioisótopo. Os dois antígenos quimicamente idênticos, um marcado e o outro não, competem por sítios de ligação junto ao anticorpo. A quantidade de antígeno não-marcado é calculada a partir da proporção entre os antígenos marcados e não marcados que se ligaram ao anticorpo.

Marcadores radioisotópicos

Um outro método importante na pesquisa endócrina diz respeito à utilização de *marcadores radioisotópicos* no estudo de sítios receptores celulares nos quais os hormônios exercem suas ações iniciais. Usando-se hormônios que foram marcados radioativamente, é possível determinar o destino deles no organismo e apontar com precisão o local onde se ligam às células sobre as quais atuam.

Tabela 12.1 Hormônios importantes de vertebrados.

Fonte	Hormônio ^a	Principais funções
Adeno-hipófise	Hormônio adrenocorticotrópico (ACTH)	Estimula o córtex adrenal
	Hormônio tireotrópico (TSH)	Estimula a tireóide
	Hormônio folículo-estimulante (FSH)	Estimula o desenvolvimento do folículo ovariano e o dos túbulos seminíferos nos testículos
	Hormônio luteinizante (LH)	Estimula a conversão do folículo ovariano em corpo lúteo; estimula a produção de progesterona e testosterona
	Prolactina	Estimula a produção de leite; osmorregulação em peixes
	Hormônio melanotrópico (MSH)	Estimula a dispersão de melanina em células pigmentadas da pele de anfíbios
Hipotálamo	Hormônio do crescimento (GSH)	Estimula o crescimento (atua via fígado, ver abaixo)
	Hormônios liberadores e inibidores-liberadores que agem sobre a adeno-hipófise	Hormônios distribuídos via circulação porta para a adeno-hipófise; para funções, ver Tabela 12.4
Hipotálamo (via Neuro-hipófise)	Hormônio antidiurético (ADH) ^b	Estimula a reabsorção de água nos rins
	Oxitocina	Estimula a contração do músculo uterino; liberação do leite
Fígado	Somatomedina	Estimula o crescimento (é mediador do GSH hipofisário)
Rim	Renina	Aumenta a pressão arterial; estimula a secreção do córtex adrenal
	Diidroxicolecalciferol	Interfere na absorção de cálcio e na calcificação óssea
Coração	Fator antinatriurético (ANF)	Aumenta a excreção renal de sódio
Córtex adrenal	Glicocorticóides (corticosterona, cortisona, hidrocortisona, etc.)	Regula o metabolismo de carboidratos
	Mineralocorticóides (aldosterona, desoxicorticosterona, etc.)	Regula o metabolismo e a excreção de sódio
	Andrógenos corticais, progesterona	Estimula características sexuais secundárias, predominantemente no sexo masculino
Ovário	Estrógenos	Dá início e mantém características sexuais secundárias femininas; dá início ao espessamento periódico da mucosa uterina; inibe a liberação de FSH
	Progesterona	Atua juntamente com os estrógenos na estimulação de características sexuais femininas; dá suporte e propicia a formação de glândulas na mucosa uterina; inibe a liberação de LH e FSH
	Relaxina	Causa relaxamento dos ligamentos pélvicos antes do parto
Testículos	Testosterona	Dá início e mantém as características sexuais secundárias masculinas

(Continua)

Tabela 12.1 (Cont.) Hormônios importantes de vertebrados.

Fonte	Hormônio ^a	Principais funções
Tireóide	Tiroxina, triiodotironina	Estimula o metabolismo oxidativo; a metaforfose de anfíbios; inibe a liberação de TSH
Paratireóide	Calcitonina ^c	Inibe o aumento excessivo de cálcio no sangue
	Paratormônio	Aumenta o cálcio no sangue
Estômago	Gastrina	Estimula a secreção de suco gástrico
Duodeno	Secretina	Estimula a secreção de suco pancreático
	Colecistoquinina (pancreozimina)	Estimula a liberação de bile pela vesícula biliar; estimula a secreção de enzimas pancreáticas
	Enterogastrona	Inibe a secreção gástrica
Pâncreas	Insulina	Reduz a glicose sangüínea; estimula a formação e o armazenamento de carboidratos
	Glucagon	Aumenta a glicose sangüínea pela mobilização de glicogênio do fígado
Medula adrenal	Adrenalina, noradrenalina	Intensifica a função simpática (vasodilatação no músculo, fígado e pulmões; vasoconstrição em muitos órgãos viscerais); aumento da glicemia
Pineal	Melatonina	Afeta ou controla o ritmo diário

^a Os termos *hormônio* e *tropina* são equivalentes (p. ex., o hormônio tireotrópico é também conhecido como tireotropina). Em analogia a outros usos do sufixo *-tropina* (de *tropein* = mudança ou desvio), a grafia preferida é *tropina*, ao invés de *trofina* (de *trophos* = nutrição) (*fototrófico* e *hipertrofia*) (Stewart e Li, 1962).

^b O ADH é também conhecido como vasopressina, pois altas concentrações estimulam a contração do músculo liso vascular e causa aumento na pressão sangüínea.

^c Em mamíferos, a partir das células C da tireóide; em vertebrados inferiores, a partir dos corpos ultimobranquiais.

Esse assunto será novamente tratado mais adiante e será visto que os sítios receptores para alguns hormônios estão localizados sobre as membranas celulares, enquanto outros são encontrados no interior da célula ou do núcleo. Um determinado hormônio atua apenas naquelas células que possuem sítios receptores para esse hormônio em particular e outras células que são desprovidas de receptores apropriados, não sofrem interferência. Esse é o mecanismo pelo qual os hormônios são tão específicos em sua ação: somente as células que possuem os receptores apropriados podem responder.

Esses dois métodos modernos revolucionaram a pesquisa na área endócrina e formam a base para a maior

parte do que se conhece, atualmente, acerca das particularidades da ação hormonal.

SISTEMAS ENDÓCRINOS EM VERTEBRADOS

Uma grande variedade de funções fisiológicas estão sob controle endócrino ou são influenciadas por hormônios. Ademais, muitos hormônios modificam ou influenciam outras funções endócrinas e novas conexões, geralmente inesperadas, estão continuamente sendo descobertas. Alguns dos mais importantes hormônios de vertebrados e suas principais funções estão relacionados na tabela 12.1.

Tabela 12.2 Principais áreas funcionais sob controle endócrino, com alguns dos hormônios mais conhecidos relacionados como exemplos.

<i>Digestão e funções metabólicas</i>
Secretina
Gastrina
Insulina
Glucagon
Noradrenalina
Tiroxina
Corticóides adrenais
<i>Osmorregulação, excreção, metabolismo de água e sal</i>
Vasopressina
Prolactina
Aldosterona
<i>Metabolismo do cálcio</i>
Paratormônio
Calcitonina
<i>Crescimento e alterações morfológicas</i>
Hormônio do crescimento
Andrógenos adrenocorticais
Tiroxina (metamorfose de anfíbios)
Hormônio melanotrópico (alteração de cor de anfíbios)
<i>Órgãos reprodutores e reprodução</i>
Hormônio folículo-estimulante
Hormônio luteinizante
Estrógeno
Progesterona
Prolactina
Testosterona

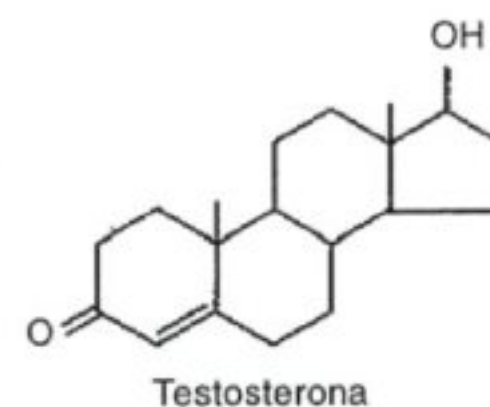
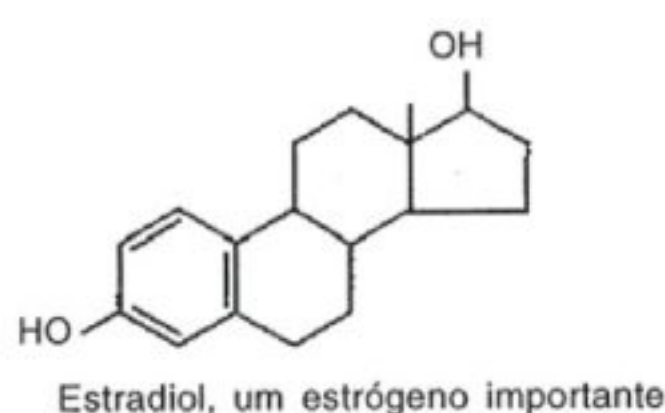
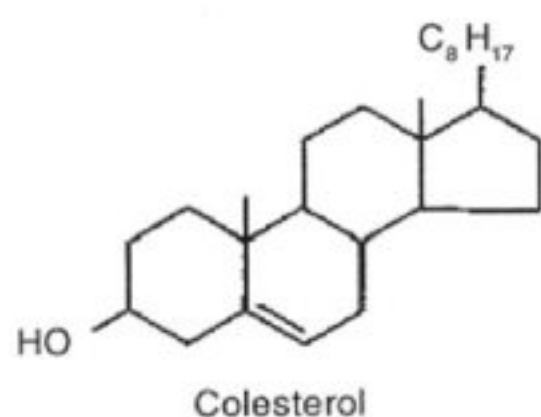
Áreas de controle endócrino

As funções que estão principalmente sob controle endócrino podem, de maneira conveniente, ser divididas em cinco áreas básicas (Tab. 12.2). As primeiras três categorias estão relacionadas às funções metabólicas e manutenção do estado de equilíbrio; as duas restantes, ao crescimento, desenvolvimento e reprodução. Muitos desses

Tabela 12.3 Classificação dos hormônios de vertebrados com base na estrutura e natureza química. Esses grupos são importantes para o mecanismo celular da ação hormonal.

LIPOSSOLÚVEL		
<i>Hormônios esteróides</i>		
Testosterona		
Estrógeno		
Progesterona		
Corticóides		
Vitamina D ₃		
HIDROSSOLÚVEL		
<i>Peptídeos e hormônios protéicos</i>		
Peptídeos		
Hormônios hipotalâmicos	(3 a 14 aminoácidos)	
Angiotensina	(8 aminoácidos)	
Somatostatina	(14 aminoácidos)	
Gastrina	(17 aminoácidos)	
Secretina	(27 aminoácidos)	
Glucagon	(29 aminoácidos)	
Calcitonina	(32 aminoácidos)	
Insulina	(51 aminoácidos)	
Paratormônio	(84 aminoácidos)	
Proteínas maiores		
Hormônio de crescimento		
Prolactina		
Hormônio luteinizante		
Hormônio folículo-estimulante		
Hormônio tireotrópico		
<i>Hormônios derivados da tirosina</i>		
Catecolaminas		
Noradrenalina		
Adrenalina		
Hormônios da tireóide		
Tiroxina		
Triiodotironina		

hormônios são semelhantes ou idênticos em todas as classes de vertebrados, outros têm funções específicas que diferem de maneira característica de um grupo a outro. Um exemplo é a prolactina, que em mamíferos estimula a secreção de leite, em pombos estimula a formação do “leite” do papo e em peixes exerce sua ação sobre a função renal e permeabilidade das brânquias.



Natureza química dos hormônios de vertebrados

Apesar do grande número de hormônios encontrados nos vertebrados e da grande diversidade de suas ações, no que diz respeito à estrutura e à natureza química, eles são classificados em três grupos distintos: (1) esteróides, (2) peptídeos e (3) proteínas e hormônios derivados da tirosina (Tab. 12.3). Esses agrupamentos são importantes, pois a estrutura de um hormônio está intimamente relacionada ao processo pelo qual sua ação é comunicada às células do órgão-alvo (ver mais adiante neste capítulo).

Hormônios esteróides. Todos os hormônios esteróides são derivados do colesterol, que apresenta uma estrutura básica característica, consistindo de três anéis de seis carbonos e um anel de 5 carbonos. As modificações nessa estrutura básica acarretam a formação de toda uma série de hormônios fundamentais, nos quais uma discreta alteração pode resultar em alterações radicais nos efeitos fisiológicos. Compare, por exemplo, as pequenas diferenças estruturais entre o estradiol e a testosterona, que são hormônios sexuais com efeitos diametralmente distintos. Os hormônios desse grupo compreendem os andrógenos adrenocorticais, estrógenos, progesteronas e corticosteróides, tais como cortisona e aldosterona.

Peptídeos e hormônios protéicos. Vários hormônios do hipotálamo agem provocando a liberação de outros hormônios de suas respectivas glândulas endócrinas. Esses hormônios liberadores são todos peptídeos que contêm de 3 a 14 aminoácidos. O hormônio liberador de tireotropina (TRH) contém apenas 3 aminoácidos, o hormônio liberador do hormônio de crescimento (GHRH) contém 10 e o hormônio inibidor da liberação do hormônio de crescimento (GHRH) contém 14. Vários

outros peptídeos e hormônios protéicos estão também relacionados na tabela 12.3.

Os principais hormônios que têm origem na adeno-hipófise são de natureza protéica e podem conter várias centenas de aminoácidos. O hormônio de crescimento humano, por exemplo, contém 191 aminoácidos e tem um peso molecular de cerca de 22.000. Alguns são glicoproteínas, que além das cadeias peptídicas características, também contêm carboidratos. Com relação às proteínas, elas não são muito grandes e algumas têm peso molecular em torno de 30.000. Todavia, é sempre difícil determinar se os componentes ativos, que foram isolados da glândula, são realmente idênticos ao hormônio funcional no organismo vivo.

Hormônios derivados da tirosina. As estruturas de duas catecolaminas comuns, noradrenalina e adrenalina, são mostradas na figura 12.5. Esses dois hormônios diferem somente em um grupo metil ($-CH_3$) que está ausente na noradrenalina e presente na adrenalina.

A formação das catecolaminas tem início com o aminoácido tirosina e em poucas etapas ocorre a formação de noradrenalina e adrenalina.

A tirosina é também a matéria-prima para a síntese dos hormônios da tireóide, triiodotironina e tiroxina. Esses hormônios não são catecolaminas, mas formam um grupo separado; são formados a partir da tirosina pela condensação de dois anéis de 6 carbonos, que após a iodação, tornam-se os hormônios ativos.

Controle cerebral da função endócrina

Há uma interação constante entre os órgãos endócrinos e o sistema nervoso central. Na discussão que se segue, será analisado como o cérebro, direta ou indiretamente, influencia e controla a função endócrina.

Entretanto, não deve ser esquecido que o inverso é

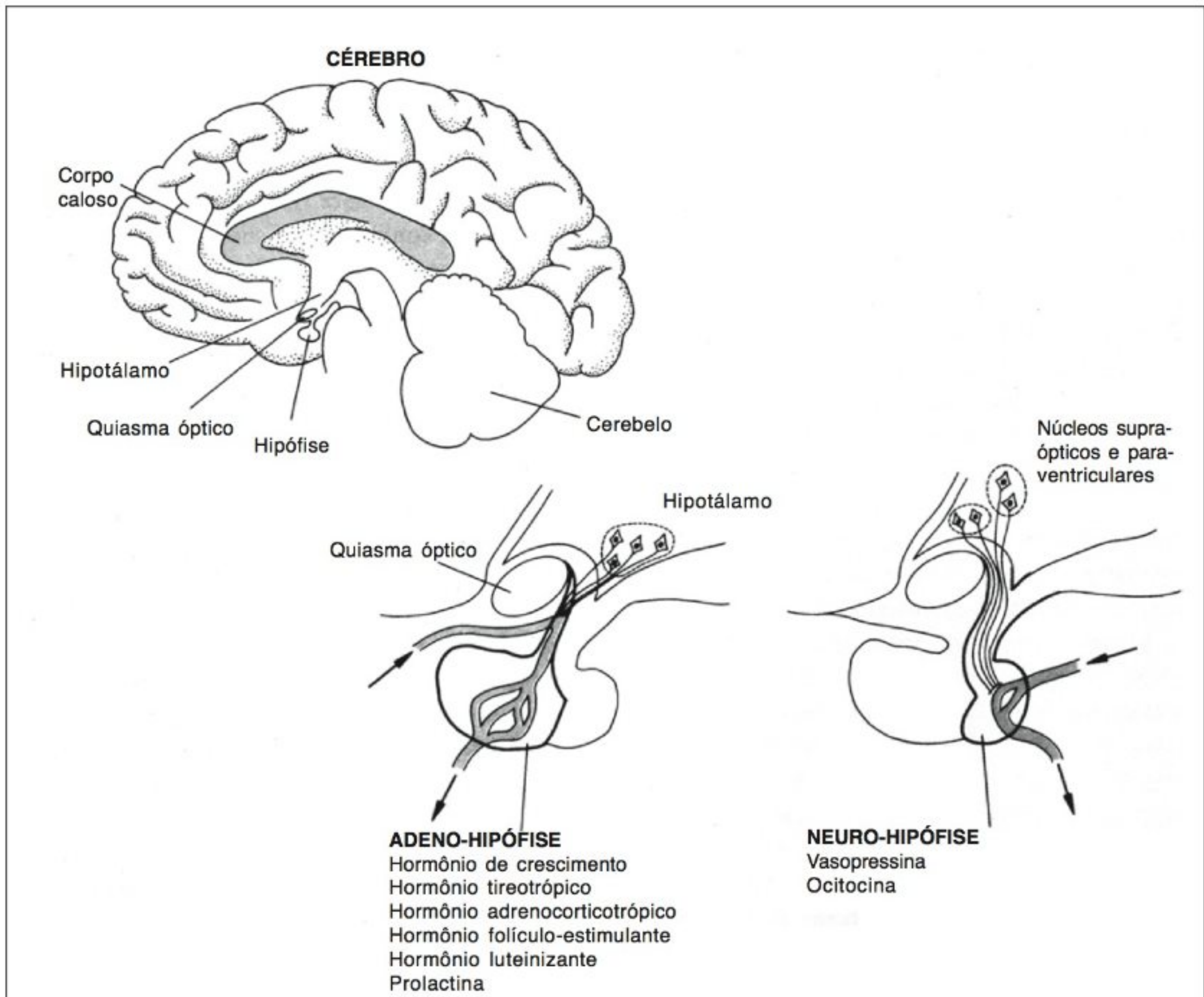


Fig. 12.1 Localização da hipófise e do hipotálamo no cérebro humano. A adeno-hipófise é controlada por neuro-hormônios que se originam no hipotálamo; a neuro-hipófise é um órgão neuro-hemal que libera hormônios produzidos pelos neurônios em porções adjacentes do cérebro.

também verdadeiro: os hormônios produzem efeitos profundos na função do sistema nervoso central. Considere, por exemplo, que uma cadela no cio aceita o comportamento de acasalamento de um cachorro macho, embora em outras oportunidades os mesmos sinais do macho a deixem indiferente ou hostil. O simples fato de que o mesmo sinal pode resultar em comportamentos completamente diferentes depende de efeitos hormonais que podem ser mimetizados pela injeção de hormônios apropriados.

O sistema nervoso central, por sua vez, tem uma função essencial no controle da função endócrina. As evidências atuais revelam que a região do cérebro, conhecida como *hipotálamo*, exerce um papel completamente dominante nesse controle. As áreas cerebrais adjacentes, os núcleos supra-ópticos e paraventriculares, fazem parte desse sistema.

O sistema de controle hipotalâmico

O hipotálamo está localizado na base do cérebro,

logo acima da hipófise (glândula pituitária)*, imediatamente posterior ao quiasma óptico, onde forma o assoalho do terceiro ventrículo (Fig. 12.1).

O hipotálamo é a sede de várias funções de controle nervoso, notadamente a regulação da temperatura e da ingestão de água e alimentos. O controle da temperatura corpórea já foi anteriormente discutido como um sistema de retroalimentação. O papel na regulação da ingestão de alimentos pode ser demonstrado pela destruição de algumas regiões do hipotálamo e pela estimulação elétrica, a qual, se direcionada corretamente, faz com que animais ingiram uma enorme quantidade de alimento e tornem-se anormalmente obesos.

A regulação da ingestão de água é demonstrada de modo similar; a estimulação elétrica ou injeção de pequenas quantidades de solução salina hipertônica em determinadas áreas do hipotálamo leva os animais a beberem excessivamente. Cabritos, por exemplo, foram induzidos desta maneira a beber, em alguns minutos, 40% do seu peso corpóreo em água.

O hipotálamo é de importância fundamental no sistema endócrino, pois controla o funcionamento da hipófise, que tem sido chamada de glândula dominante do sistema endócrino. Esse controle é mediado junto à *neuro-hipófise* via *conexões neurais*, e junto à *adeno-hipófise* via *vasos sanguíneos especiais*, conhecidos como *circulação porta*.

A *neuro-hipófise* contém dois hormônios bem conhecidos, a vasopressina e a ocitocina. Sabe-se, há mais de meio século, que a neuro-hipófise contém substâncias que interferem na reabsorção de água no rim e que são necessárias para a formação de urina concentrada.

Atualmente, sabe-se que o *hormônio antidiurético* de mamíferos, ADH, é idêntico à *vasopressina*, que recebeu este nome porque, se injetada em grande quantidade, causa uma elevação acentuada na pressão sanguínea, devido à constrição das arteríolas. Uma outra substância na neuro-hipófise, a *ocitocina*, causa a contração do músculo liso do útero na fêmea grávida no final do período.

A vasopressina e a ocitocina são octopeptídeos (isto é, consistem de oito aminoácidos), formados nas células nervosas próximas ao hipotálamo e transportados ao longo de axônios para os terminais nervosos na neuro-hipófise, onde são liberados no sangue. Portanto, a neuro-hipófise serve como um órgão de armazenamento e liberação (*órgão neuro-hemal*) para os hormônios que são produzidos nas porções adjacentes do cérebro.

Em contraste, a *adeno-hipófise* produz hormônios e a liberação desses na corrente sanguínea é regulada pelo hipotálamo. Esse controle é alcançado por meio dos hormônios que são produzidos no hipotálamo e que alcançam a adeno-hipófise via circulação porta. Encontra-se agora bem estabelecida a existência de 10 hormônios hipotalâmicos reguladores envolvidos no sistema que controla a hipófise (Tab. 12.4).

Três dos hormônios da adeno-hipófise – *hormônio de crescimento* (GH), *prolactina* (P) e o *hormônio melanotrópico* (MSH) – estão sob duplo controle hipotalâmico, um inibitório e outro excitatório. Portanto, a liberação desses três hormônios não é regulada por sistemas de retroalimentação simples, embora sinais de retroalimentação estejam indubitavelmente envolvidos no controle destes.

A liberação dos outros quatro hormônios parece estar na dependência de um sistema contínuo de retroalimentação negativa. A *corticotropina* (ACTH), *tireotropina* (TSH), *hormônio luteinizante* (LH) e o *hormônio folículo-estimulante* (FSH) têm como alvo, respectivamente, o córtex adrenal, a tireóide e as gônadas. Essas glândulas, quando estimuladas, liberam os hormônios apropriados no sangue. Por sua vez, esses hormônios (corticosteróides, tiroxina e esteróides sexuais) inibem, por retroalimentação negativa, a secreção de hormônios trópicos da adeno-hipófise. Existem hoje fortes evidências de que essa inibição ocorre via hipotálamo (exceto pela tiroxina, que pode ter uma alça de retroalimentação mais curta e atuar via adeno-hipófise).

* Os termos *hipófise* e *glândula pituitária* são equivalentes. O órgão era conhecido pelos gregos antigos como hipófise, que indica sua localização abaixo do cérebro. O nome pituitária veio a ser utilizado posteriormente, pois se acreditava erroneamente que esta glândula secretava o muco nasal (do latim, *pituita* = muco ou limo). O uso dos termos anterior e posterior em associação à hipófise é infeliz, pois a posição relativa destas duas porções principais da glândula difere entre os vertebrados. A *adeno-hipófise*, também denominada de lobo anterior, é a porção de origem glandular, formada por uma invaginação a partir do trato digestivo (do grego, *adens* glândula). A *neuro-hipófise*, também denominada de lobo posterior, é a porção da hipófise de origem neural. Causa ainda mais confusão o termo *lobo intermediário*, uma porção que se origina com a adeno-hipófise, porém, é incluída junto com a neuro-hipófise no lobo posterior.

Tabela 12.4 Hormônios hipotalâmicos que controlam a liberação de hormônios da adeno-hipófise. RH, hormônio liberador; RIH, hormônio inibidor da liberação (Schally e col., 1973).

Hormônio	Abreviatura
Hormônio liberador do hormônio de crescimento	GH-RH
Hormônio inibidor da liberação do hormônio de crescimento	GH-RIH
Hormônio liberador de prolactina	P-RH
Hormônio inibidor da liberação de prolactina	P-RIH
Hormônio liberador do hormônio melanotrópico	MSH-RH
Hormônio inibidor da liberação do hormônio melanotrópico	MSH-RIH
Hormônio liberador da corticotropina	(ACTH) C-RH
Hormônio liberador da tireotropina	T-RH
Hormônio liberador do hormônio luteinizante	LH-RH
Hormônio liberador do hormônio folículo-estimulante	FSH-RH

A função central do hipotálamo na regulação endócrina levanta a questão de como é controlado esse importante órgão. É sabido que existem extensivas conexões nervosas entre o hipotálamo e outras partes do cérebro, que são influenciadas por muitas variáveis ambientais, assim como fatores emocionais, ciclos luminosos, estações do ano, etc. Portanto, pode-se concluir que a principal porção do sistema endócrino está sob controle nervoso, o qual atua através do papel central do hipotálamo no sistema de controle.

Glândulas endócrinas

Serão abordadas a seguir algumas glândulas cujas funções há muito são conhecidas e que parecem não ser muito complicadas.

Glândulas reprodutoras

As glândulas reprodutoras e as atividades endócrinas associadas estão voltadas para uma grande variedade de funções, onde a coordenação é necessária para que ocorra a reprodução das espécies. As seguintes etapas são essenciais:

1. Desenvolvimento e maturação de óvulos e espermatozoides.
2. Desenvolvimento de órgãos reprodutores.
3. Preparo de machos e fêmeas para o acasalamento.
4. Sincronização dos eventos que levam à fertilização do óvulo maduro.
5. Em mamíferos, preparo do trato feminino para a gravidez, terminando com o nascimento.
6. Cuidados com a prole: em mamíferos, a secreção de leite; em outros vertebrados, a construção de ninhos, desenvolvimento de bolsas chocadeiras, etc.

Todas essas etapas envolvem funções endócrinas complexas que influenciam a progressão de cada uma delas, a sincronização adequada dos eventos e o comportamento necessário associado.

O sincronismo na reprodução é, na maioria dos animais, ajustado à época mais favorável do ano. Em muitos vertebrados, ocorre na primavera e verão, pois são as épocas mais propícias do ano no tocante à disponibilidade de alimento e temperatura favorável.

Uma importante pista ambiental da mudança sazonal é o comprimento do ciclo noite-dia. Muitos mamíferos e aves entram na fase de reprodução em resposta ao prolongamento do período de claridade e o encurtamento associado do período de escuridão. O efeito de um período prolongado de claridade há muito é conhecido e utilizado, por exemplo, na produção de ovos por galinhas domésticas. Quando o período de claridade é artificialmente prolongado em algumas horas, a postura de ovos continua durante a maior parte do inverno, uma estação na qual, na ausência de luz artificial, a produção de ovos diminuiria ou cessaria. É interessante que a duração do período de claridade, não da intensidade luminosa, é o fator importante. Mesmo uma quantidade moderada de luz, por algumas horas a mais, produz o efeito desejado.

Existem boas evidências de que o efeito da luz é transmitido ao hipotálamo a partir da *glândula pineal*.

O hipotálamo, por sua vez, controla a adeno-hipófise e todo o processo reprodutivo. O hipotálamo, através dos hormônios liberadores apropriados, estimula a adeno-hipófise a liberar duas gonadotropinas: o hormônio folículo-estimulante (FSH) e o hormônio luteinizante (LH). O FSH estimula o crescimento e a maturação dos folículos ovarianos, e o LH estimula a persistência do folículo. Os estrógenos produzidos pelo folículo ovariano preparam o útero para a recepção e implantação do ovo fertilizado e desencadeiam outras alterações secundárias nos órgãos reprodutores femininos.

Em alguns mamíferos, o óvulo é liberado do folículo como consequência do estímulo endócrino próprio, mas em outros (p. ex., coelho e gato) a ovulação ocorre em resposta ao acasalamento e à estimulação neural do hipotálamo associada.

Na maior parte dos peixes, os óvulos são liberados na água em resposta a um comportamento próprio de acasalamento por parte do macho, que realiza a fertilização externa. Em alguns, entretanto, ocorre a fertilização interna e desenvolvimento da prole dentro da fêmea. Há grande variação no que concerne aos detalhes e, em alguns peixes e anfíbios, o cuidado da ninhada é de responsabilidade do macho.

Em aves, os ovos são normalmente colocados em um ninho e incubados por um ou ambos progenitores. O número de ovos é cuidadosamente ajustado a um tamanho específico de ninhada, que pode ser de um único ovo (pingüim imperador) ou de até uma dúzia ou vinte.

Ao término da gestação em mamíferos, a neuro-hipófise libera o hormônio *oxitocina*, que causa contração uterina e nascimento da cria. Antes disso, o hormônio *relaxina*, um polipeptídeo originado no corpo lúteo, provoca o relaxamento dos ossos fundidos da pelve da fêmea. A relaxina também inibe a contratilidade do músculo uterino, de modo que o parto não ocorra prematuramente.

A produção de leite em mamíferos é estimulada pelo hormônio *prolactina*, procedente da adeno-hipófise, que recebeu este nome devido ao seu efeito em mamíferos. Entretanto, a prolactina é produzida em quase todos os vertebrados e possui várias funções. Os ciclóstomos parecem ser os únicos vertebrados que não produzem prolactina. Em pombos e pingüins, esse

hormônio promove uma secreção no papo que é regurgitada e serve para alimentar a ninhada. Essa secreção é conhecida como “leite de pombo”. Em peixes teleósteos, a prolactina afeta a permeabilidade das brânquias e é importante na regulação osmótica.

Córtex adrenal

A glândula adrenal consiste de duas porções que são de origens distintas. A porção interna, a medula adrenal, é de origem neural e será discutida mais adiante; no momento, será abordada a porção externa, o córtex adrenal, que é derivado de células mesodérmicas, e em alguns vertebrados permanece separado da medula adrenal. As células que formam o córtex adrenal são derivadas de células que se encontram em íntima associação com aquelas que formam os ovários e os testículos. Todas essas células sintetizam esteróides, havendo grande similaridade entre os hormônios esteróides produzidos pelos ovários, testículos e córtex adrenal.

O córtex adrenal é essencial à vida; seus hormônios principais – cortisol, corticosterona e aldosterona – influenciam o metabolismo de carboidratos, proteínas, lipídios, eletrólitos e água. Os hormônios adeno-corticais são, muitas vezes, divididos em *glicocorticóides* e *mineralocorticóides*. O cortisol e a corticosterona, assim como os glicocorticóides, exercem efeitos pronunciados sobre o metabolismo da glicose. A deficiência de cortisol causa hipoglicemia, o excesso produz hiperglicemia e aumenta a resistência à insulina. O cortisol também promove o metabolismo de proteínas e interfere no balanço de nitrogênio e no crescimento. Afeta a excreção de eletrólitos e água, porém, é muito menos potente que a aldosterona.

O principal mineralocorticóide é a *aldosterona*, que promove a retenção de sódio e excreção de potássio pelo rim. Produz efeitos acentuados na distribuição de sódio e potássio no organismo, mas exerce pouca ação no metabolismo de proteínas ou carboidratos.

A aldosterona não tem efeito antiinflamatório, uma característica importante do cortisol. Esse efeito é amplamente usado na supressão de reações inflamatórias e em dosagens elevadas, o cortisol retarda a cicatrização, enquanto, aparentemente, alivia os sintomas.

A liberação de cortisol e corticosterona do córtex

adrenal é controlada pela adeno-hipófise, através da secreção do hormônio adrenocorticotrópico (ACTH), um polipeptídeo composto de 39 aminoácidos. O ACTH é com frequência liberado em resposta ao estresse e alivia muitos sintomas por meio da liberação de glicocorticóides adrenais. A liberação do ACTH da adeno-hipófise é, por sua vez, controlada pela alça de retroalimentação negativa, pois os hormônios glicocorticóides liberados atuam como inibidores da secreção de ACTH.

Glândula tireóide

A glândula tireóide produz os hormônios *tiroxina* e *triiodotironina*, ambos intimamente relacionados. A liberação deles ocorre em resposta ao hormônio liberador de tireotropina (TRH) da adeno-hipófise e um aumento na concentração plasmática de hormônios tireoidianos funciona como uma retroalimentação negativa que suprime a liberação de TRH.

Os hormônios da tireóide são caracterizados por conterem iodo; a tiroxina contém quatro átomos de iodo e a triiodotironina, três. O efeito principal desses hormônios em vertebrados superiores é estimular o metabolismo oxidativo; uma alta concentração de hormônios aumenta a taxa metabólica e uma redução abaixo da concentração normal a reduz, sendo acompanhada por sintomas de outras deficiências.

A glândula tireóide capta avidamente o iodo e armazena-o para a produção de hormônios. Uma consequência dos acidentes nucleares frequentemente discutida é a liberação na atmosfera de iodo radiativo que, quando captado pela tireóide de indivíduos expostos, pode causar sérias lesões. Uma medida sugerida para se contrapor a esse perigo potencial é que todos aqueles que possam vir a ser expostos ao iodo radiativo deveriam tomar uma dose suficiente de iodo não-radiativo (na forma de iodeto de potássio) para saturar a glândula. Dessa maneira, em caso de exposição, ela reteria menos iodo radiativo. Uma objeção a essa medida é que alguns indivíduos são hipersensíveis ao iodo, sob qualquer forma, podendo exibir reações graves às medidas “protetoras”. Evitar acidentes nucleares parece ser uma política mais adequada.

Em anfíbios, a glândula tireóide exerce um papel importante, sem qualquer relação com o que ocorre em

mamíferos. Ela é essencial na metamorfose das larvas para a forma adulta. Em rãs e sapos, a metamorfose inicia-se com o aparecimento de botões dos membros posteriores, desaparecimento das brânquias externas, seguido pelo crescimento dos membros anteriores com reabsorção gradual da cauda. Quando esse processo se completa, o girino transforma-se numa pequena rã, que tem respiração pulmonar e é um animal terrestre normal.

Se a tireóide de um girino for removida, o animal não sofrerá metamorfose e permanecerá na forma larval. Entretanto, se a rã for nutrida com pequenos pedaços de glândula tireóide, ou se nela forem injetados hormônios da tireóide, a metamorfose ocorrerá de maneira normal. Se tal tratamento for dado a um girino antes da época em que deveria normalmente se metamorfosear, ele se desenvolverá em um adulto anão.

Os hormônios da tireóide são também importantes no desenvolvimento de salamandras com caudas. O *axolotle* (*Ambystoma mexicanum*) é uma salamandra que normalmente permanece como um animal aquático, com brânquias externas, mesmo quando são adultos maduros. Entretanto, se for alimentado com hormônio da tireóide, a metamorfose resultará em perda das brânquias e desenvolvimento de respiração aérea.

Pâncreas

O pâncreas é uma das principais glândulas digestivas e produz importantes enzimas digestivas, assim como dois hormônios que não apresentam função direta na digestão, porém, são fundamentais no metabolismo de carboidratos. Esses dois hormônios, *insulina* e *glucagon*, são produzidos por pequenos grupos de células endócrinas, conhecidas como *ilhotas de Langerhans*, que são encontradas dispersas ao longo de todo o tecido secretor do pâncreas.

A *insulina* é produzida e liberada pelas *células beta* das ilhotas. O efeito mais evidente da insulina é a estimulação da formação e deposição de glicogênio no músculo e fígado a partir da glicose sanguínea. Se a concentração sanguínea de glicose elevar-se acima do nível normal (p. ex., após ingestão de carboidratos), a insulina será liberada, a captação de glicose pelos músculos e a formação de glicogênio serão estimuladas e a

glicemia voltará a diminuir. A liberação de insulina é, portanto, um sistema de retroalimentação negativa.

A insulina, ou a sua deficiência, é um fator essencial na diabetes mellitus, que é caracterizada por um nível glicêmico no sangue anormalmente elevado. No tipo mais grave de diabetes, há total deficiência de produção de insulina pelas ilhotas pancreáticas. Consequentemente, a glicemia permanece elevada e a glicose é excretada na urina, geralmente em grande quantidade. A deficiência de insulina causa outros sérios efeitos no metabolismo intermediário e se não for tratada com injeções de insulina, esse tipo de diabetes, conhecida como tipo I ou diabetes juvenil, torna-se letal em alguns meses ou em poucos anos.

No segundo tipo de diabetes, conhecido como tipo II ou diabetes do adulto, a produção de insulina é adequada, porém, há uma deficiência de receptores de insulina nas células que normalmente deveriam ser responsivas. Esse tipo apresenta uma produção normal ou elevada de insulina – a reação à insulina é que está comprometida. Em muitos casos, esse tipo mais benigno pode ser tratado, de modo conservativo, por ajustes apropriados na dieta.

Se, em um indivíduo normal, o nível de glicose diminuir muito, o hormônio *glucagon* é liberado das células *alfa* das ilhotas pancreáticas. Esse hormônio causa a mobilização de glicose do fígado e aumenta a glicemia, sendo o seu efeito antagônico ao da insulina. O nível normal de glicose no sangue é dessa maneira regulado por dois hormônios antagônicos, um inibidor e o outro estimulador, cada um atuando por meio de sua própria alça de retroalimentação negativa.

Um terceiro tipo de células das ilhotas pancreáticas, as células *delta*, produzem *somatostatina*, hormônio já conhecido da regulação hipotalâmica da função endócrina. Foi assim denominado, pois inibe a secreção do hormônio hipofisário de crescimento. Entretanto, é também um inibidor da secreção de insulina e glucagon e, além disso, diminui a taxa de absorção de nutrientes do trato gastrointestinal.

Paratireóides e tireóide

As glândulas paratireóides, localizadas próximas ou embebidas na glândula tireóide, produzem um hormônio, o *paratormônio*, que causa o aumento da

concentração plasmática de cálcio. Um hormônio antagonista, a *calcitonina*, que reduz a concentração plasmática de cálcio, é liberado das células C da tireóide de mamíferos.

Um excesso de paratormônio resulta no aumento do cálcio plasmático a um nível anormal, sendo o cálcio retirado principalmente dos ossos. Isso, por sua vez, causa um aumento na excreção renal de cálcio e, em razão de sua perda excessiva, os ossos tornam-se descalcificados. A remoção das glândulas paratireóides tem um efeito contrário, causando redução da concentração sangüínea de cálcio, seguida por câibras musculares tetânicas, resultantes do baixo nível de cálcio sangüíneo.

A secreção normal das glândulas paratireóides é aparentemente controlada por um simples mecanismo de retroalimentação, pois um nível plasmático elevado de cálcio inibe a liberação de hormônio das paratireóides, e um nível baixo, estimula. O efeito do nível de cálcio na liberação de calcitonina é o oposto; um elevado nível de cálcio estimula a liberação hormonal e um baixo nível a inibe. A concentração plasmática é, portanto, controlada por um equilíbrio entre dois sistemas de retroalimentação negativa.

Rim

Uma maior compreensão do metabolismo do cálcio adveio do conhecimento da função da vitamina D e do seu modo de atuação no organismo, obtido por estudos de De Luca e seus colaboradores (De Luca, 1981). A vitamina D₃, também conhecida como calciferol e colecalciferol, obtida por meio da dieta ou produzida na pele pela radiação ultravioleta, precisa ser hidroxilada no fígado como preparo para o seu funcionamento. A vitamina hidroxilada é então transportada no sangue por uma proteína transportadora específica, em direção ao rim, onde é novamente hidroxilada em uma forma ativa do hormônio, *düdroxicolecalciferol*. O hormônio foral é depois transportado para o intestino, onde estimula a absorção de cálcio, e para os ossos, onde é necessário para a mineralização óssea normal.

Em combinação com os hormônios paratireoidianos, o düdroxicolecalciferol é responsável pela manutenção dos níveis plasmáticos de cálcio e fósforo e pelo funcionamento normal do sistema neuromuscular.

Uma outra função endócrina do rim foi inicialmente identificada pela constatação de que uma injeção de extratos do córtex renal causava uma elevação prolongada na pressão arterial. Posteriormente, demonstrou-se que a restrição do fluxo sanguíneo para o rim, por meio de um garrote colocado na artéria renal, libera uma substância que produz um aumento prolongado da hipertensão. Essa substância, denominada *renina*, é uma enzima que age sobre uma proteína plasmática para liberar um octopeptídeo, a *angiotensina*, que possui vários efeitos. Ela estimula a secreção de aldosterona e, portanto, influencia o metabolismo de sódio e de água; causa vasoconstrição e, conseqüentemente, elevação da pressão sanguínea; causa, também, a liberação de catecolaminas da medula adrenal.

A angiotensina, aparentemente, exerce um efeito adicional no metabolismo de sal e água, pois uma infusão de angiotensina faz com que ratos, plenos de água, bebam mais. Portanto, parece que a angiotensina é um fator renal na indução da sede.

Fator natriurético atrial

Por muito tempo ficou-se sem saber como era regulado o volume sanguíneo, porém, o problema é facilmente explicável. Como um sistema altamente complacente, como o sistema vascular consegue perceber seu próprio volume, a fim de que a regulação necessária seja alcançada? Poderia-se supor que uma expansão volumétrica seria percebida por um aumento na pressão no interior do sistema, mas tem sido difícil demonstrar, experimentalmente, essa hipótese.

Havia uma suposição de que o átrio cardíaco estivesse envolvido e que poderia responder a um aumento no retorno sanguíneo ao sistema venoso, uma hipótese que atualmente está confirmada. Quando ocorre uma expansão volumétrica, um peptídeo é liberado da parede atrial, causando um aumento na excreção de sódio e diurese, portanto, fazendo com que o volume sanguíneo volte ao normal.

O peptídeo tornou-se conhecido como *fator natriurético atrial*. Na verdade, existem vários peptídeos, variando de 21 a 33 aminoácidos, que possuem uma sequência comum de 21 aminoácidos – um peptídeo que é também conhecido por *atriopeptina I* (Currie e col., 1984). À semelhança de outros hormônios pep-

tídicos, a presença do peptídeo natriurético foi verificada também no cérebro, onde sua função ainda é pouco definida (Sudoh e col., 1988).

Medula adrenal

As células da medula adrenal são de origem neural e pertencem ao sistema nervoso simpático. Elas secretam dois hormônios similares, *noradrenalina* e *adrenalina*, que são também conhecidos como *norepinefrina* e *epinefrina* (ver Fig. 12.5)*.

A adrenalina causa a aceleração dos batimentos cardíacos, aumento da pressão sanguínea, aumento da glicemia pela conversão de glicogênio em glicose, vasodilatação e aumento do fluxo sanguíneo no músculo cardíaco, pulmões e músculo esquelético. Entretanto, causa vasodilatação e diminuição do fluxo sanguíneo no músculo liso, trato digestivo e pele. Esses efeitos da adrenalina são conhecidos como síndrome da luta ou fuga, que ocorre em reação ao medo, dor e raiva. Essas reações ajudam a mobilizar os recursos físicos do organismo em resposta a uma situação de emergência.

A noradrenalina apresenta efeitos muito semelhantes e as diferenças entre os dois hormônios são principalmente quantitativas. Por exemplo, a adrenalina produz um efeito mais potente sobre a frequência cardíaca e em alguns órgãos, a noradrenalina causa uma maior vasoconstrição. Os dois hormônios agem por meio de sítios receptores conhecidos como receptores alfa (principalmente estimulados pela noradrenalina) e beta (principalmente estimulados pela adrenalina); muitos órgãos possuem ambos os receptores e, além disso, cada tipo de receptor tem um grau diferente de sensibilidade a ambos os hormônios. Isso explica o porquê da dificuldade de fazer uma relação definitiva das similaridades e diferenças entre os dois hormônios, pois há um imbricamento entre os seus efeitos.

A noradrenalina foi observada no sistema nervoso de insetos e anelídeos e pode estar amplamente presente entre os invertebrados. Em um protozoário, *Tetrahya*

* Trata-se de uma curiosidade histórica de que nos EUA, esses hormônios são geralmente conhecidos como *norepinefrina* e *epinefrina*, enquanto que no resto do mundo referem-se à *noradrenalina* e *adrenalina*.

mena, a adrenalina estimula a enzima adenilato ciclase, que é a etapa bioquímica inicial da ação da adrenalina em células de vertebrados (ver abaixo). Esse efeito na *Tetrahymena* é bloqueado por uma droga, o propranolol, que é um agente bloqueador específico do sítio receptor de adrenalina (Rozenzweig e Kindler, 1972).

Pineal

A glândula pineal é um pequeno fragmento de tecido, localizado entre os dois hemisférios cerebrais. Uma das características dessa glândula é que a sua função é rítmica e varia com o ciclo diário de claridade e escuridão. Ela produz o hormônio *melatonina*, sintetizado a partir da serotonina (veja a Fig. 12.5). (A melatonina não pode ser confundida com o hormônio melanotrópico MSH, um polipeptídeo originado da adeno-hipófise).

Outras glândulas endócrinas geralmente armazenam grandes quantidades dos hormônios que produzem, mas a pineal estoca uma quantidade reduzida de melatonina. Ela é produzida e liberada no sangue em pequenas quantidades durante a fase clara do dia, e em quantidades acima de uma ordem de grandeza durante a escuridão.

Poderia-se esperar que a luz tivesse um efeito diferente sobre os animais diurnos e noturnos, mas, surpreendentemente, esse não é o caso. Em ambos, a produção e liberação de melatonina atingem seu pico à noite (Reiter, 1986).

Os pronunciados ciclos de atividade da pineal são paralelos a outros ciclos diários aos quais os animais são submetidos, durante a atividade, alimentação, ingestão de líquidos, sono e quase todas as outras funções. Tal ritmicidade diária, característica também das plantas e praticamente de todos os organismos vivos, persiste mesmo na ausência de ciclos de luz e escuridão e de outras pistas externas. Os animais que são mantidos sob luz e temperatura constantes e livres de todas as outras pistas temporais, ainda mantêm uma periodicidade de cerca de 24 horas (conhecida como o *ritmo circadiano*). A persistência do ritmo na ausência de todas as pistas externas significa que deve haver um relógio interno que mantém os ciclos. Nos mamíferos, esse “relógio” parece estar localizado nos núcleos supraquiasmáticos do hipotálamo, pois quando esta pequena área de tecido nervoso é destruída, o animal perde o seu ritmo circadiano. Se os núcleos de outro ani-

mal são transplantados, o ritmo do animal receptor é restaurado, mas com a periodicidade do doador, o que demonstra que o ritmo é realmente controlado por este tecido (Moore-Ede, 1986).

Como a ocorrência do ritmo de livre curso geralmente difere em exatamente 24 horas, ele logo ficaria defasado com os ciclos externos, a menos que seja reajustado. A pista ambiental comum para reajustar o relógio é o início do ciclo diário de luz. Nos mamíferos, o sinal de luminosidade é percebido pelos olhos, transmitido para os núcleos supraquiasmáticos e destes partem, através de vias nervosas, para a pineal. Nas aves, os olhos não são necessários; a pineal está localizada abaixo do osso do crânio e a luz penetra este tecido ósseo fino, afetando diretamente a glândula.

A melatonina é encontrada no olho, evidentemente não se originando na pineal, mas sim produzida pela retina. Retinas de hamsters mantidas em cultura de tecido produzem melatonina em um ciclo rítmico de 24 horas, que atinge seu pico à noite. Naturalmente, as células da retina apresentam um ritmo circadiano inerente que se mantém, independentemente dos núcleos supraquiasmáticos (Tosini e Menaker, 1996).

No ser humano, a persistência do ritmo circadiano é percebida quando viajamos e percorremos diferentes fusos horários. Nós tendemos a manter o nosso ritmo anterior, o que resulta em distúrbios desconfortáveis nos padrões de sono, funções digestivas e outras atividades fisiológicas. Esta condição é conhecida como “jet lag”*.

Tem sido sugerido que a melatonina pode nos ajudar a conseguir um ajuste rápido e indolor ao horário do local de destino. No entanto, é difícil avaliar os efeitos da melatonina porque grande parte do desconforto causado pelo “jet lag” é altamente subjetiva. Algumas pessoas estão convencidas dos benefícios da melatonina, mas outras apontam os possíveis efeitos de placebo e a escassez de estudos objetivos e bem controlados.

Uma sugestão é que como o nível de melatonina aumenta muito à noite, isto é, durante o sono normal, a administração desta substância pode ajudar a induzir o sono. A administração oral de melatonina, em doses de uma fração de miligrama, pode realmente induzir o sono

*NT: Retardo ou adiantamento do tempo em decorrência de viagens transcontinentais.

(Dollins e col., 1994), porém um aspecto negativo é que temos informações insuficientes sobre outros efeitos, possivelmente prejudiciais, deste hormônio poderoso. As freqüentes afirmações populares dos efeitos miraculosos da melatonina, como o rejuvenescimento dos idosos e a cura do câncer e do resfriado comum, podem ser descartadas com segurança.

Efeito cascata

O controle das funções metabólicas pelo sistema endócrino pode resultar em uma cascata, ou uma amplificação a cada etapa, tornando possível o controle do processo final por meio de mínimas quantidades do hormônio inicial.

Um exemplo é mostrado na figura 12.2, onde as quantidades aproximadas são fornecidas para uma série de hormônios que causam a deposição do glicogênio. Uma quantidade mínima – $0,1 \mu\text{g}$ – do hormônio hipotalâmico liberador de corticotropina (CRH) desencadeia uma série de eventos subsequentes, nos quais a etapa final é a formação de $5.600 \mu\text{g}$ de glicogênio hepático. A quantidade necessária inicial de CRH é tão pequena que a resposta foral representa uma amplificação de 56.000 vezes.

Interações hormonais com células-alvo

Foram examinadas a origem, liberação e transporte de hormônios, porém, não foram discutidos em detalhes o modo como afetam os órgãos-alvos. Para que um hormônio exerça um efeito em um órgão-específico, e não em outros órgãos em contato com a mesma concentração sanguínea do hormônio, as células que respondem a ele necessitam possuir sítios receptores específicos que interagem com o hormônio, enquanto as outras células devem ser desprovidas desses receptores.

No tocante ao efeito sobre as células-alvos, os hormônios podem ser classificados em duas categorias: (1) aqueles que exercem sua ação por meio de receptores próprios na superfície celular, as catecolaminas e os hormônios peptídicos, e (2) aqueles que penetram na célula e exercem seu efeito diretamente sobre o núcleo celular e sobre o mecanismo de síntese de proteínas celulares, incluindo esteróides e hormônios da tireóide.

A descoberta das etapas por meio das quais ocorre a ação da adrenalina foi feita durante estudos da ação

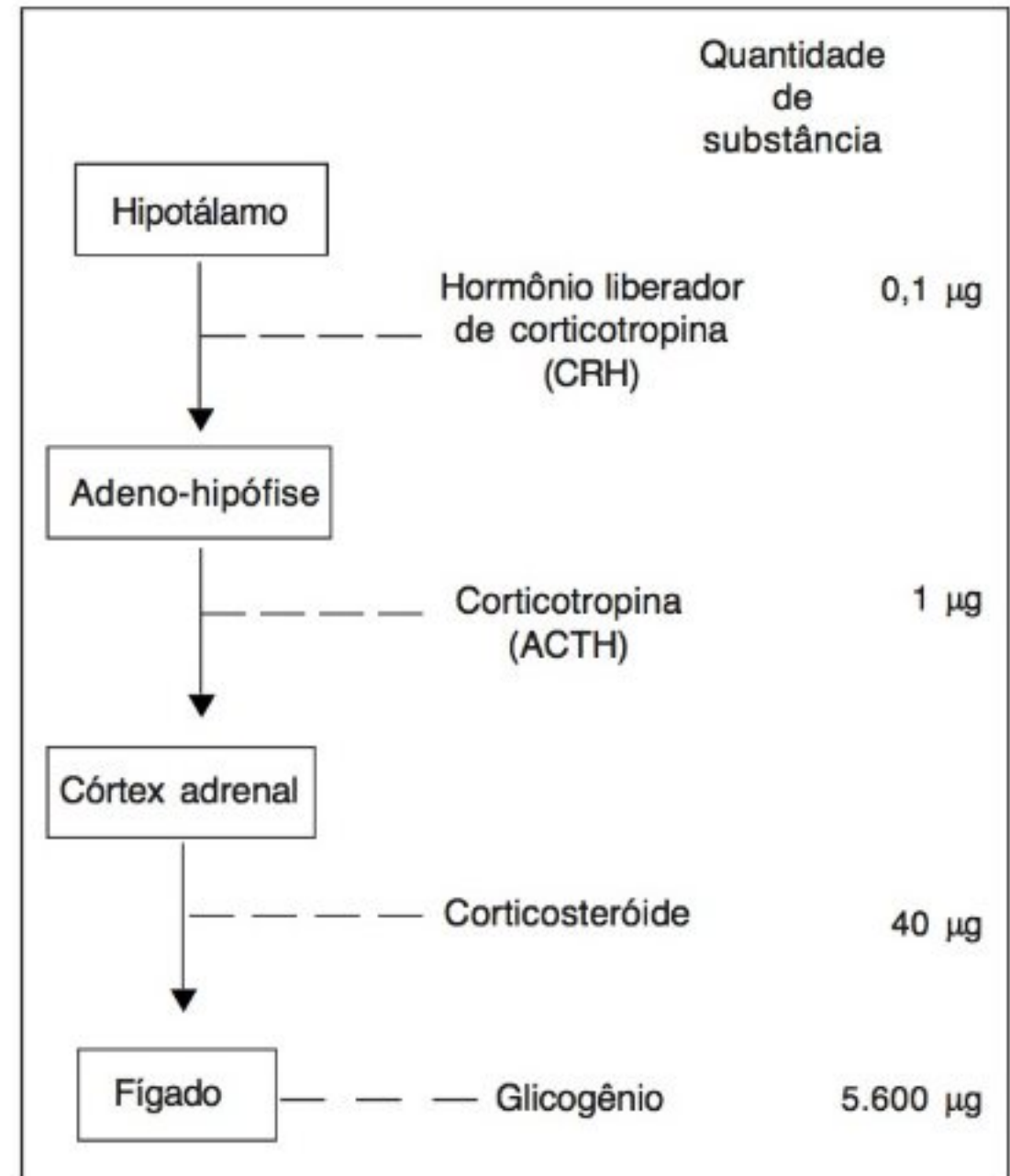


Fig. 12.2 Exemplo de amplificação biológica possível no sistema endócrino. A liberação de uma quantidade mínima de hormônio hipotalâmico leva à deposição de glicogênio no fígado, com uma amplificação total de 56.000 vezes. (Dados de Bentley, 1976.)

dela no fígado, onde ela promove a conversão de glicogênio em glicose (Sutherland, 1972). O hormônio age controlando a formação de nucleotídeo cíclico, o *monofosfato de 3', 5' adenosina* (AMP cíclico ou AMPc).

O processo depende de uma série de enzimas, uma das quais é a fosforilase, a etapa taxa-limitante (Fig. 12.3). A enzima ativa, *fosforilase a*, é formada a partir de um precursor, a fosforilase b, que pela ação da fosforilase-quinase reage com o trifosfato de adenosina (ATP) para formar a enzima ativa. O processo todo é iniciado pela ligação da adrenalina ao sítio receptor da membrana celular, causando a liberação da enzima *adenilato ciclase*, que, por sua vez, catalisa a formação do AMP cíclico a partir do ATP.

O AMP cíclico tem sido chamado de “segundo mensageiro” no processo de ação hormonal, sendo o próprio hormônio o primeiro mensageiro. O AMPc e a adenilato ciclase foram encontrados em vários tecidos de vertebrados, bem como de invertebrados de muitos

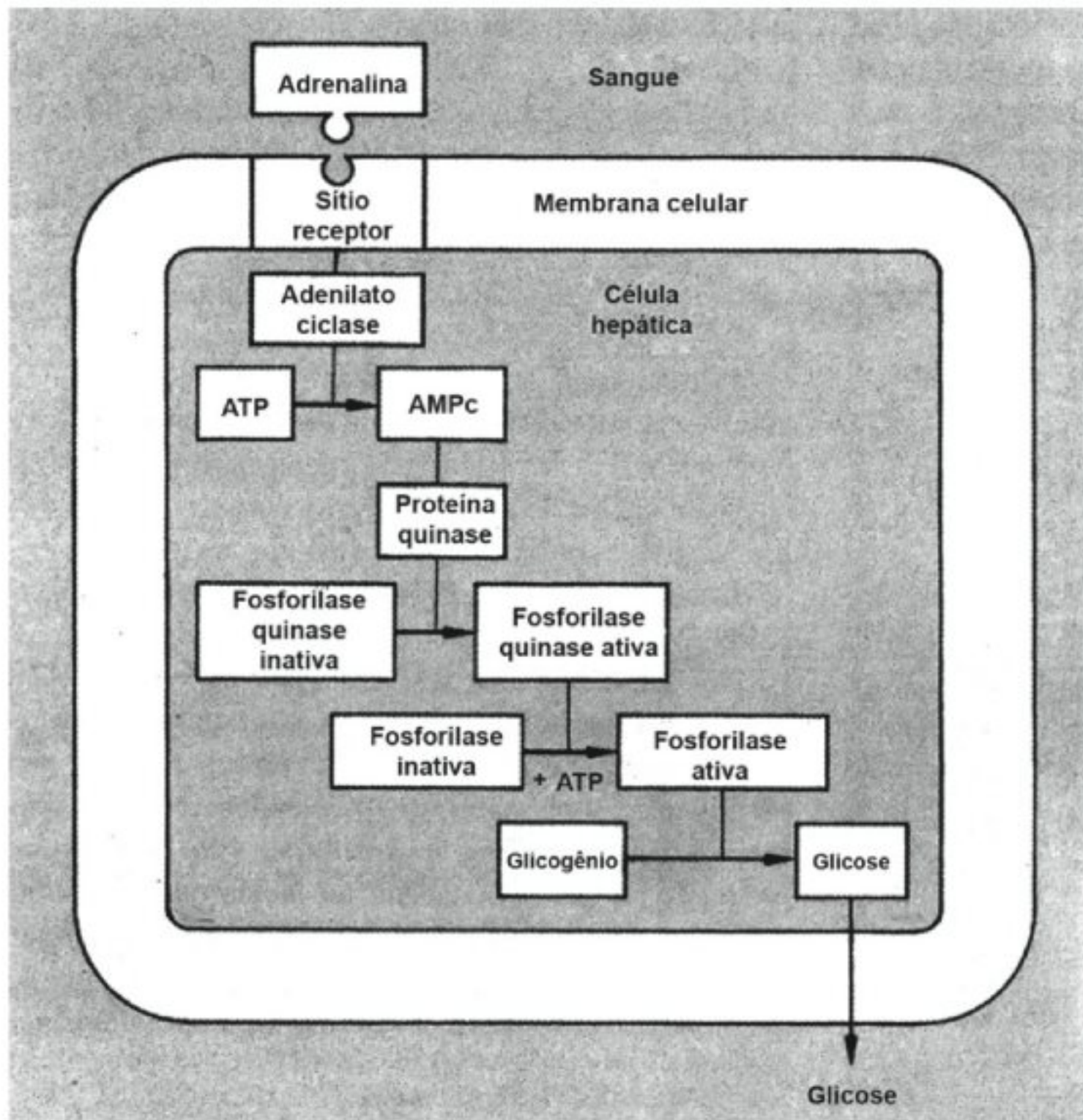


Fig. 12.3 Liberação de glicose, induzida pela adrenalina, por células hepáticas. A adrenalina interage com um sítio receptor na membrana celular, que propicia a liberação do AMP cíclico como um “segundo mensageiro”. A última etapa apresentada, a enzima fosforilase a, que é limitante, compreende duas enzimas adicionais, a fosfoglicomutase e a glicose-6-fosfatase (Sutherland, 1972).

filos diferentes, e em bactérias (Sutherland e col., 1962). O evento iniciador da ação daqueles hormônios que atuam via AMPc, é sempre a liberação de adenilato ciclase do sítio receptor do hormônio na membrana celular.

A função celular pode também ser modulada por outros mecanismos ativados por receptores que não requeiram AMPc. Um desses processos moduladores depende da produção de *trifosfato de inositol* e da mobilização de íons cálcio de um reservatório intracelular. Nesse sistema, os íons cálcio e o *fosfoinositol* funcionam como segundo mensageiros (Berridge e Irvine, 1984).

Os *hormônios esteróides*, que incluem os hormônios sexuais masculinos e femininos e os hormônios secretados pelo córtex adrenal, agem por meio de um mecanismo diferente. Como foi examinado anteriormente, os hormônios afetam aquelas células que possuem os sítios receptores apropriados, deixando as outras célu-

las de lado. O estradiol liga-se a receptores no útero, a testosterona, a receptores localizados na próstata, a progesterona, às tubas uterinas de aves e assim por diante. Entretanto, na superfície celular, esses hormônios formam um complexo com uma proteína receptora, que é rapidamente deslocado da membrana para o núcleo da célula, onde sua presença estimula ou induz a expressão das informações genéticas (Jensen e col., 1971).

Estudos recentes acerca dos sítios receptores para hormônios esteróides revelaram algumas informações fascinantes. Os hormônios esteróides secretados pelas gônadas de um rato recém-nascido podem ser rastreados até as células-alvos em regiões específicas do cérebro. Os hormônios interagem com essas áreas receptoras e induzem o desenvolvimento de circuitos nervosos que posteriormente serão responsáveis pela determinação do comportamento do animal adulto, seja macho ou fêmea.

Esta diferenciação sexual dos circuitos nervosos no cérebro estabelece uma base morfológica para a ativação de certos tipos de comportamento e supressão de outros (McEwen, 1976). Durante o desenvolvimento, o funcionamento do sistema nervoso central já é modulado por hormônios e como foi visto, o sistema nervoso central é o principal regulador da função endócrina em todo o corpo.

SUBSTÂNCIAS TRANSMISSORAS

Anteriormente, foi visto que a transmissão de sinais dos terminais nervosos motores para os músculos é obtida através da liberação de uma substância transmissora, a acetilcolina. De modo semelhante, a transmissão sinóptica entre as células nervosas, na maioria das vezes, é realizada pela acetilcolina, que age como uma substância transmissora. Entretanto, o sistema nervoso faz uso de muitas outras substâncias transmissoras e a noradrenalina é de particular interesse.

Os efeitos da noradrenalina liberada no sangue, proveniente das glândulas adrenais, assemelha-se aos efeitos de uma estimulação geral do sistema nervoso simpático.* Essa similaridade é fácil de ser entendida quando se percebe que as células da medula adrenal são de origem neural e análogas aos grandes gânglios simpáticos localizados ao longo da medula espinhal. Essa semelhança fica ainda mais clara quando se sabe que a noradrenalina é a substância transmissora terminal de todo o sistema nervoso simpático.

Os nervos simpáticos liberam noradrenalina de seus terminais nervosos e os parassimpáticos, acetilcolina. Essas duas substâncias produzem efeitos antagônicos; quando uma estimula, a outra inibe. Um dos exemplos

mais bem conhecidos de tal ação antagônica é o controle dos batimentos cardíacos. O coração é innervado por dois nervos, um ramo do nervo esplâncnico (simpático), que quando estimulado libera noradrenalina e acelera os batimentos cardíacos; o outro é um ramo do nervo vago, parassimpático, que quando estimulado libera acetilcolina dos terminais nervosos e diminui a frequência cardíaca.

O efeito da acetilcolina junto ao coração é um exemplo surpreendente do fato de que a resposta a uma determinada substância depende do órgão-alvo e não da natureza da substância transmissora. O músculo estriado comum é estimulado a contrair por meio da liberação de acetilcolina; o efeito da acetilcolina no coração é de redução da frequência de contração.

Os principais aspectos da ação de transmissores no sistema nervoso periférico de vertebrados estão resumidos na figura 12.4. Pode-se notar que a acetilcolina é a substância transmissora comum para os seguintes: (A) nervos espinhais que estimulam a medula adrenal a secretar adrenalina ou noradrenalina, (B) nervos simpáticos que estimulam os gânglios da cadeia simpática ao longo da coluna vertebral, (C) nervos espinhais parassimpáticos que estimulam os gânglios parassimpáticos periféricos e (D) nervos motores na junção neuromuscular. Portanto, na transmissão nervo-a-nervo fora do cérebro e da medula espinhal, a acetilcolina parece ser a substância transmissora ubíqua nos vertebrados. No sistema nervoso central, a situação é diferente.

Embora a acetilcolina esteja presente em grande parte das transmissões sinópticas periféricas, ela é apenas um dos vários transmissores do sistema nervoso central. Também em invertebrados, várias outras substâncias, a maior parte delas aminas, são transmissores importantes. As estruturas de algumas dessas substâncias são apresentadas na figura 12.5. A razão da imprecisão das informações acerca de substâncias transmissoras é devida à extrema dificuldade de se estabelecer com segurança se uma determinada substância é de fato um transmissor.

O maior problema é que muitas substâncias presentes no organismo em pequena quantidade apresentam efeitos fisiológicos bastante acentuados, especialmente no sistema nervoso. O fato de uma substância causar uma reação semelhante a alguns fenômenos nervosos de ocorrência normal não determina que ela seja

* Os principais componentes do sistema nervoso periférico de vertebrados são nervos sensoriais, nervos motores e o sistema nervoso autônomo. O sistema nervoso autônomo é dividido em sistema nervoso *simpático* e *parassimpático*, que conjuntamente controlam o funcionamento dos órgãos internos, tais como coração, estômago, glândulas, intestino, rins, etc. (isto é, funciona independentemente do controle voluntário). Esses órgãos são innervados tanto por nervos simpáticos como parassimpáticos, que agem antagonicamente, sendo que os primeiros são excitatórios e os segundos são inibitórios.

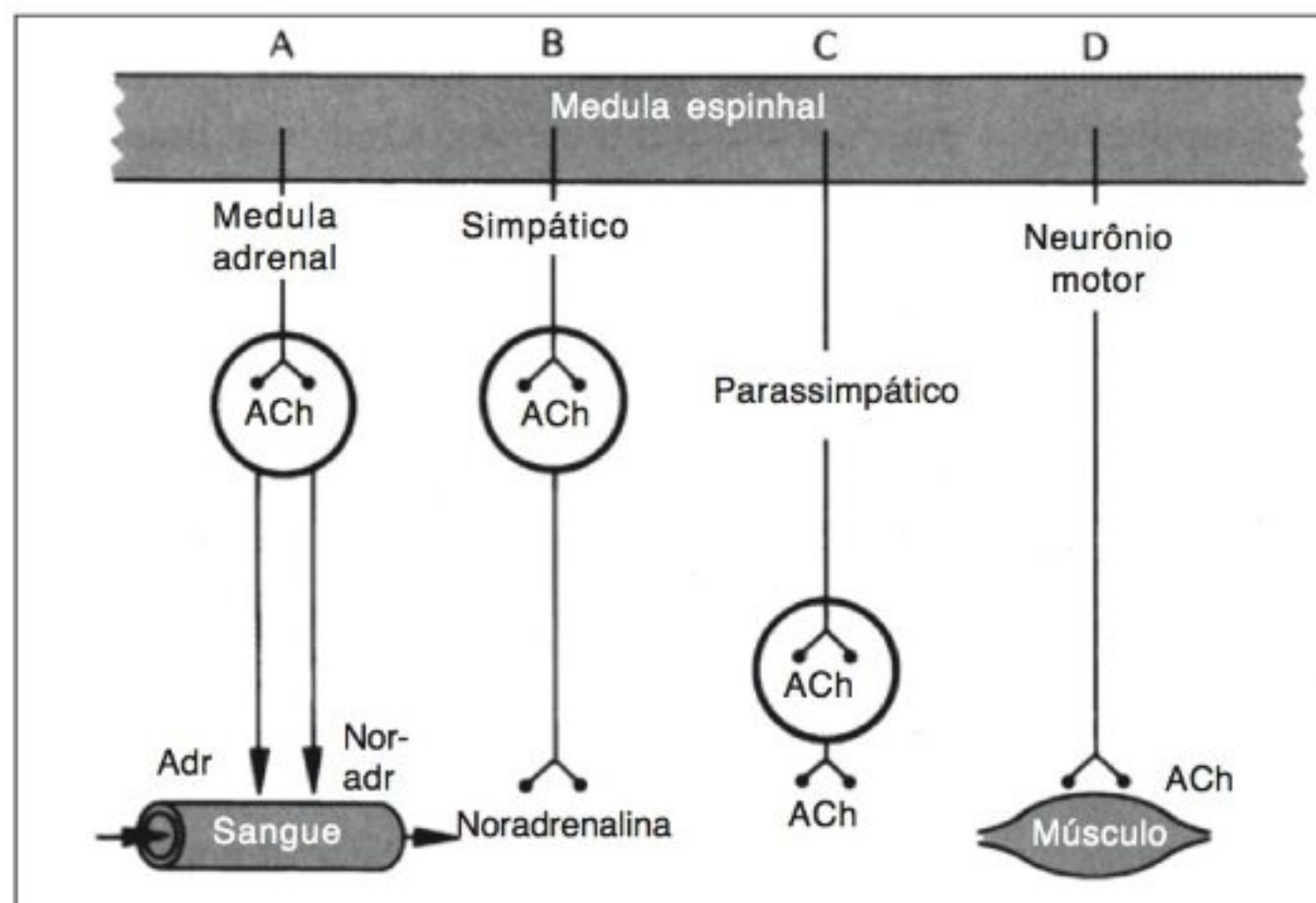


Fig. 12.4 Diagrama das ações de substâncias transmissoras periféricas em vertebrados. Para detalhes, ver texto. ACh, acetilcolina; Adr, adrenalina; Noradr, noradrenalina.

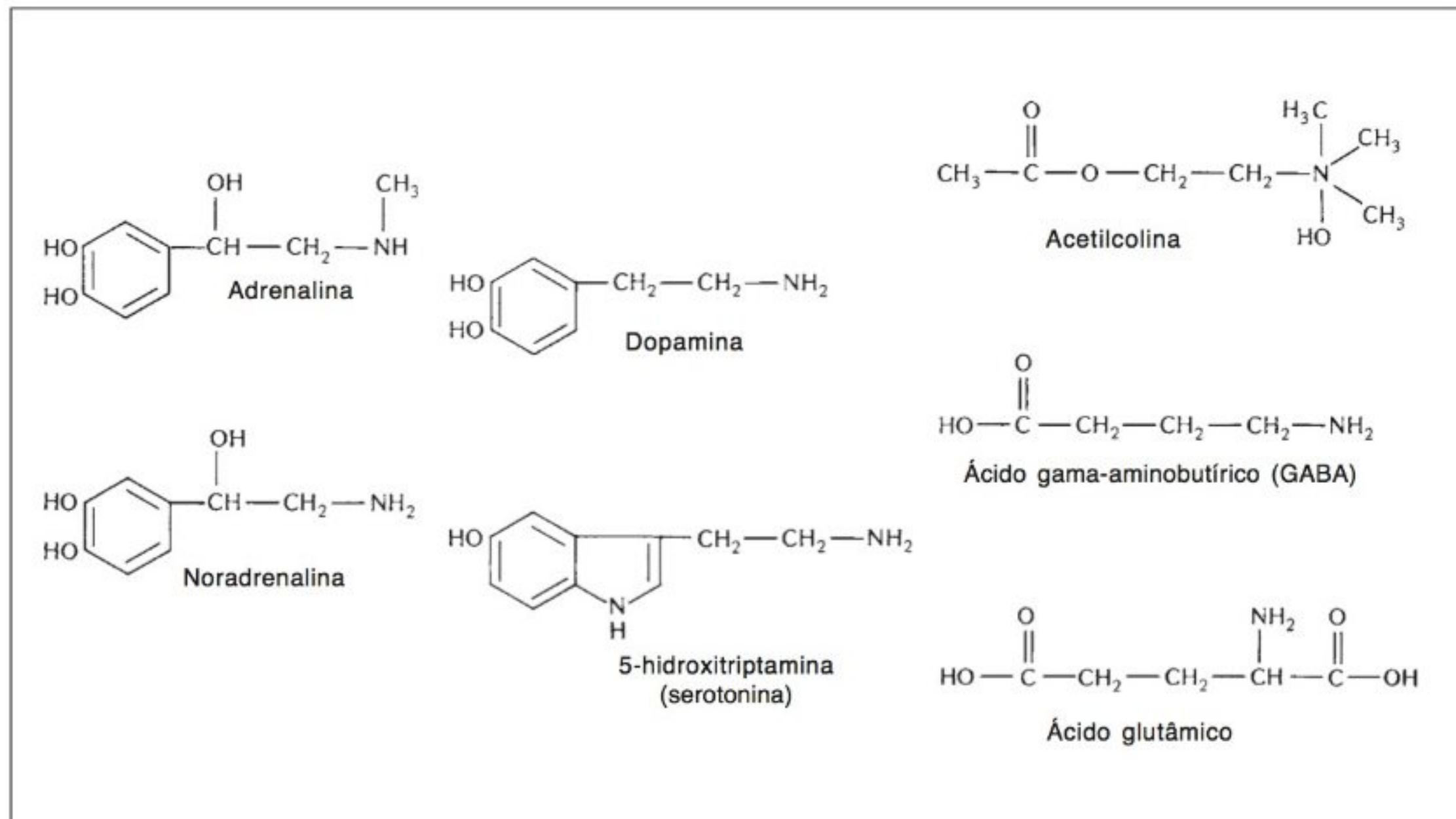


Fig. 12.5 Fórmulas estruturais de alguns compostos conhecidos ou que se acredita sejam substâncias transmissoras.

um transmissor. Um grande número de critérios devem ser preenchidos antes que isso possa ser estabelecido; entre eles temos que:

1. A substância, ou o precursor, deve estar presente em um neurônio do qual se supõe que o transmissor seja liberado.
2. A substância deve estar presente no fluido extracelular, na região da sinapse ativada.
3. Quando aplicada à estrutura pós-sináptica, a substância deve mimetizar a ação do transmissor.
4. Deve existir um mecanismo para a remoção ou inativação da substância, ou por inativação enzimática ou por meio de captação específica ou reabsorção.

Além desses critérios clássicos, técnicas modernas possibilitam o estudo pormenorizado dos sítios receptores. Se um receptor para um composto específico for identificado, isso implica na existência de um sistema transmissor, porém, mais informações são necessárias antes da sua comprovação.

Um outro método é a utilização de agentes farmacológicos que ajudam a esclarecer os mecanismos pela interferência na síntese, liberação, remoção, inativação ou alvo. Entretanto, não proporcionam provas diretas da função do transmissor.

A demonstração definitiva de uma substância transmissora consiste em provar que, na chegada de um potencial de ação na terminação pré-sináptica, a substância seja liberada em quantidade suficiente para produzir o efeito fisiológico observado na estrutura pós-sináptica.

É realmente difícil satisfazer a todos esses critérios e muitas vezes os obstáculos técnicos são intransponíveis. Como consequência, muitos dos estudos a respeito de supostas substâncias transmissoras, principalmente em invertebrados, têm sido insatisfatórios porque não progrediram muito além da demonstração do efeito de alguns supostos agentes. Portanto, as informações atuais em relação a substâncias transmissoras são insuficientes para que sejam feitas generalizações. No entanto, duas substâncias, a *5-hidroxitriptamina* e o *ácido gama-aminobutírico*, devem ser mencionados,

pois são invariavelmente reconhecidos como sendo altamente ativos em muitos invertebrados.

A *5-hidroxitriptamina*, conhecida como SHT, é encontrada em neurônios de muitos invertebrados, notadamente moluscos e artrópodos. A SHT não se restringe às estruturas nervosas, porém, sua concentração em outros tecidos é geralmente muito baixa.

O coração dos moluscos bivalvos é bastante sensível a SHT e há evidências de que essa substância seja um transmissor normal para acelerar o coração desses animais. O músculo *catch* dos bivalvos, que pode permanecer contraído por períodos prolongados com um mínimo de consumo de energia, relaxa rapidamente em resposta a SHT.

Grande quantidade de SHT é encontrada em algumas toxinas animais, tais como as do polvo e a do caracol *Murex*, e no veneno das vespas e outros insetos. O efeito extremamente doloroso de algumas picadas de insetos é compatível com a SHT, que age como um potente estimulante das terminações nervosas de dor na pele humana.

O efeito da SHT na pressão sanguínea de vertebrados (elevação) era conhecido antes da substância ser quimicamente identificada. Foi, então, denominada *serotonina*, um nome que ainda está em uso. Acredita-se também que a SHT seja um transmissor no sistema nervoso central de vertebrados, porém, ainda é incerta a sua função nesses animais.

O *ácido gama-aminobutírico*, conhecido como GABA, pode ser uma substância transmissora no sistema nervoso central de vertebrados e certamente é quase um transmissor nas sinapses inibitórias dos crustáceos. Se o nervo inibitório dos músculos dos crustáceos for estimulado, seus terminais liberarão GABA e o efeito pode ser simulado pela aplicação direta do GABA (Otsuka e col., 1966).

O GABA é encontrado em altas concentrações em certas regiões do cérebro de mamíferos, mas isso não comprova que seja uma substância transmissora. Um grande número de pesquisas encontra-se atualmente em andamento, visando esclarecer o papel do GABA e de outros supostos neurotransmissores do sistema nervoso central, em particular do cérebro. Há evidências de que o GABA é sintetizado em células do cerebelo e liberado a partir de seus terminais, onde o efeito é ini-

bitório. É provável que o GABA também seja a substância transmissora na inibição pré-sináptica.

Vários aminoácidos têm sido sugeridos como substâncias transmissoras em tecidos nervosos de vertebrados e invertebrados, mas ainda faltam evidências substanciais de suas funções. Aqueles aminoácidos reconhecidos como transmissores são classificados em dois grupos gerais: (1) *aminoácidos excitatórios*, incluindo os ácidos *glutâmico* e *aspártico*, que despolarizam as membranas da maioria dos neurônios do sistema nervoso central de vertebrados; e (2) os *aminoácidos inibitórios*, incluindo o *GABA* e a *glicina*, que causam a hiperpolarização de membranas neuronais e, conseqüentemente, inibição.

Uma das principais dificuldades para a confirmação de aminoácidos como substâncias transmissoras deve-se ao fato de que eles se encontram normalmente presentes nos animais e, portanto, a simples presença não tem grande significado. Um outro problema é a extrema dificuldade de se estabelecer um mecanismo de inativação específico para os aminoácidos em relação ao suposto papel deles como substâncias transmissoras, pois todos os aminoácidos participam regularmente das vias metabólicas normais.

Outras substâncias neuroativas

Fica cada vez mais evidente que o sistema nervoso central produz mais substâncias químicas com ações fisiológicas específicas do que se imaginava há alguns anos. Uma série de descobertas notáveis foram realizadas a partir de estudos da ação das tão bem conhecidas drogas opiáceas, como a *morfina* e a *heroína*. Tais drogas são utilizadas para suprimir a dor, porém, também causam euforia e, como é de conhecimento geral, causam dependência.

A descoberta básica mais importante originou-se a partir da pesquisa de receptores específicos no cérebro que reagem a drogas opiáceas, propiciando, portanto, uma base para o estudo complementar de seus efeitos característicos. Se tais sítios receptores específicos pudessem ser encontrados no sistema nervoso central, saber-se-ia por onde iniciar a investigação do mecanismo de ação das drogas opiáceas (Pert e Snyder, 1973).

A pesquisa foi bem-sucedida e estabeleceu a base para a próxima etapa. Era razoável supor que os receptores deveriam ter uma função fisiológica normal e que poderiam existir materiais endógenos que normalmente agem nesses sítios. Essa hipótese propiciou a descoberta de uma série completa de substâncias que fazem parte do funcionamento normal do sistema nervoso – substâncias que podem estar envolvidas não apenas na supressão da dor, mas também em alterações de humor e emoções, e possivelmente em certos tipos de doença mental.

Foi bastante elucidativa a idéia de que deve haver uma função normal por detrás da existência de receptores opiáceos específicos. Um grande número de substâncias isoladas do cérebro de mamíferos tem afinidade por esses receptores e apresentam efeitos semelhantes à morfina. As primeiras substâncias isoladas foram dois pentapeptídeos muito parecidos, denominados *encefalinas*. A única diferença entre eles é que o aminoácido terminal em um é a metionina e no outro, a leucina. Correspondentemente, seus nomes são metionina-encefalina, *metencefalina* e leucina encefalina, *leu-encefalina*.

Vários outros polipeptídeos de ocorrência natural e que interagem com os receptores opiáceos foram isolados. Como um grupo, são denominados *endorfinas*, para indicar que são substâncias endógenas que apresentam efeitos semelhantes à morfina. Essas várias endorfinas parecem ser derivadas de moléculas precursoras comuns maiores, sendo uma delas o polipeptídeo de 91 aminoácidos, *beta-lipotropina*, que é responsável pela mobilização de gordura a partir do tecido adiposo (Fig. 12.6). A beta-lipotropina provavelmente faz parte de uma proteína precursora maior e os peptídeos ativos menores são retirados das longas cadeias de aminoácidos.

A estrutura da morfina é inteiramente diferente da estrutura das endorfinas neuroativas, que são todas polipeptídeos. Há uma similaridade, entretanto: a morfina contém um anel benzeno que provavelmente corresponde à estrutura do anel de aminoácido terminal tirosina, que todas as endorfinas e encefalinas têm em comum (no sítio 61 da beta-lipotropina).

As encefalinas, peptídeos de 5 aminoácidos, são instáveis no tecido cerebral e apresentam meia-vidas

<table><tr><td>Glu</td><td>Leu</td><td>Ala</td><td>Gly</td><td>Ala</td><td>Pro</td><td>Pro</td><td>Glu</td><td>Pro</td><td>Ala</td><td>Arg</td><td>Asp</td><td>Pro</td><td>Glu</td><td>Ala</td><td>Glu</td></tr><tr><td colspan="10">1</td><td colspan="6">10</td><td>Gly</td></tr></table>																Glu	Leu	Ala	Gly	Ala	Pro	Pro	Glu	Pro	Ala	Arg	Asp	Pro	Glu	Ala	Glu	1										10						Gly																															
Glu	Leu	Ala	Gly	Ala	Pro	Pro	Glu	Pro	Ala	Arg	Asp	Pro	Glu	Ala	Glu																																																																
1										10						Gly																																																															
<table><tr><td>Ala</td><td>Ala</td><td>Glu</td><td>Ala</td><td>Glu</td><td>Ala</td><td>Glu</td><td>Ala</td><td>Val</td><td>Leu</td><td>Gly</td><td>Tyr</td><td>Glu</td><td>Leu</td><td>Glu</td><td>Ala</td><td>Arg</td><td>Ala</td><td>Ala</td><td>Ala</td></tr><tr><td>Glu</td><td colspan="10">30</td><td colspan="9">20</td></tr></table>																			Ala	Ala	Glu	Ala	Glu	Ala	Glu	Ala	Val	Leu	Gly	Tyr	Glu	Leu	Glu	Ala	Arg	Ala	Ala	Ala	Glu	30										20																													
Ala	Ala	Glu	Ala	Glu	Ala	Glu	Ala	Val	Leu	Gly	Tyr	Glu	Leu	Glu	Ala	Arg	Ala	Ala	Ala																																																												
Glu	30										20																																																																				
<table><tr><td colspan="19">Beta-melanotropin (41-57)</td></tr><tr><td>Lys</td><td>Lys</td><td>Asp</td><td>Ser</td><td>Gly</td><td>Pro</td><td>Tyr</td><td>Lys</td><td>Met</td><td>Glu</td><td>His</td><td>Phe</td><td>Arg</td><td>Trp</td><td>Gly</td><td>Ser</td><td>Pro</td><td>Pro</td><td>Lys</td><td>Asp</td></tr><tr><td colspan="10">40</td><td colspan="10">50</td><td>Lys</td></tr></table>																			Beta-melanotropin (41-57)																			Lys	Lys	Asp	Ser	Gly	Pro	Tyr	Lys	Met	Glu	His	Phe	Arg	Trp	Gly	Ser	Pro	Pro	Lys	Asp	40										50										Lys	
Beta-melanotropin (41-57)																																																																															
Lys	Lys	Asp	Ser	Gly	Pro	Tyr	Lys	Met	Glu	His	Phe	Arg	Trp	Gly	Ser	Pro	Pro	Lys	Asp																																																												
40										50										Lys																																																											
<table><tr><td colspan="19">Alpha-endorphin (61-76)</td></tr><tr><td>Lys</td><td>Phe</td><td>Leu</td><td>Thr</td><td>Val</td><td>Leu</td><td>Pro</td><td>Thr</td><td>Gln</td><td>Ser</td><td>Lys</td><td>Glu</td><td>Ser</td><td>Thr</td><td>Met</td><td>Phe</td><td>Gly</td><td>Gly</td><td>Tyr</td><td>Arg</td></tr><tr><td>Asn</td><td colspan="10">80</td><td colspan="5">70</td><td colspan="5">Met-enkefalin (61-65)</td><td>60</td></tr></table>																			Alpha-endorphin (61-76)																			Lys	Phe	Leu	Thr	Val	Leu	Pro	Thr	Gln	Ser	Lys	Glu	Ser	Thr	Met	Phe	Gly	Gly	Tyr	Arg	Asn	80										70					Met-enkefalin (61-65)					60
Alpha-endorphin (61-76)																																																																															
Lys	Phe	Leu	Thr	Val	Leu	Pro	Thr	Gln	Ser	Lys	Glu	Ser	Thr	Met	Phe	Gly	Gly	Tyr	Arg																																																												
Asn	80										70					Met-enkefalin (61-65)					60																																																										
<table><tr><td colspan="19">Beta-endorphin (61-91)</td></tr><tr><td>Ala</td><td>Ile</td><td>Ile</td><td>Lys</td><td>Asn</td><td>Ala</td><td>His</td><td>Lys</td><td>Lys</td><td>Gly</td><td>Gln</td><td colspan="9"></td></tr><tr><td colspan="10">90</td><td colspan="9"></td></tr></table>																			Beta-endorphin (61-91)																			Ala	Ile	Ile	Lys	Asn	Ala	His	Lys	Lys	Gly	Gln										90																					
Beta-endorphin (61-91)																																																																															
Ala	Ile	Ile	Lys	Asn	Ala	His	Lys	Lys	Gly	Gln																																																																					
90																																																																															

Ala = Alamina
Arg = Arginina
Asn = Asparagina
Asp = Ácido aspártico
Gln = Glutamina
Glu = Ácido glutâmico
Val = Valina

Gly = Glicina
Ile = Isoleucina
His = Histidina
Leu = Leucina
Lys = Lisina
Met = Metionina

Phe= Fenilalanina
Pro = Prolina
Ser = Serina
Thr = Treonina
Trp = Triptafano
Tyr = Tirosina

Beta-melanotropin (41-57) = Beta-melanotropina (41-57)
Alpha-endorphin (61-76) = Alpha-endorfina (61-76)
Met-enkefalin (61-65) = Met-encefalina
Beta-endorphin (61-91) = Beta endorfina (61-91)

Fig. 12.6 Seqüência de aminoácidos do polipeptídeo beta-lipotropina. Essa cadeia de 91 aminoácidos contém as seqüências de vários opiáceos endógenos. A porção terminal com 31 unidades, do sítio 61 a 91, é beta-endorfina. A cadeia mais curta, de 61 a 76, é alfa-endorfina, e o pentapeptídeo de 61 a 65 é metencefalina. A cadeia de lipotropina também contém uma seqüência completa de beta-melanotropina (41 a 57), um hormônio assim chamado por promover o escurecimento da pele de peixes e anfíbios (causa a migração dos pigmentos negros nas células, os melanóforos). A melanotropina é produzida na hipófise de mamíferos, porém sua função nesses animais ainda é obscura.

de segundos ou fração de minuto. A beta-endorfina, que contém 30 resíduos de aminoácidos, é muito mais estável, uma diferença que indubitavelmente deve ter significado funcional, porém não é bem compreendido.

Os efeitos das endorfinas, assim como dos opiáceos,* podem ser antagonizados por um composto sintético, a *naloxona*, uma molécula que estruturalmente é muito semelhante à morfina, porém, é desprovida de seus efeitos eufóricos característicos. A naloxona age pela ligação a receptores opiáceos, inibindo, portanto, os efeitos da morfina.

Um método para alívio da dor, a *acupuntura*, usado por milhares de anos na China, pode estar relacio-

nado à ação normal das endorfinas. A acupuntura consiste na inserção de finas agulhas em várias partes periféricas do corpo, como o lobo da orelha ou entre os dedos. A rotação lenta dessas agulhas tem sido utilizada como um método para alívio de dores mais intensas. Uma explicação para a eficácia da acupuntura é

* Os opiáceos são drogas e outros compostos que são derivados da papoula e se encontram relacionados à morfina do ponto de vista químico. As substâncias químicas que possuem efeitos fisiológicos similares aos opiáceos, porém não estão quimicamente relacionados a eles, são denominados opióides. Portanto, as endorfinas e encefalinas são opióides.

que a dor periférica leve causa uma liberação central de endorfinas, servindo para aliviar outra dor. Os efeitos da acupuntura podem ser antagonizados pela naloxona, sugerindo a real implicação das endorfinas. É, portanto, interessante comparar esse efeito à supressão da dor induzida pela hipnose, na qual a dor não é antagonizada pela naloxona, sugerindo que o bloqueio ocorre em um nível diferente, provavelmente superior, do sistema nervoso central.

De um modo geral, as sensações dolorosas periféricas são transmitidas através de delgadas fibras nervosas desmielinizadas, que na medula espinhal causam a liberação da *substância P*, um polipeptídeo contendo 11 resíduos de aminoácidos, que está envolvido na transmissão da dor. Sua liberação da raiz dorsal da medula espinhal se dá por meio de estímulos irritantes e os terminais que contêm substância P, também possuem receptores opiáceos. Quando a morfina se liga a esses receptores, possivelmente reduz a liberação de substância P, explicando, portanto, as propriedades analgésicas da morfina e outros derivados do ópio.

Quando pequenas quantidades de morfina verdadeira foram isoladas do cérebro de ratos e bois, a pergunta imediata que surgiu foi se sua origem era interna ou advinha de alguma fonte externa. Presumivelmente, os receptores opiáceos reteriam avidamente mínimas quantidades de opiáceos do alimento ou de qualquer outra fonte de contaminação. Entretanto, estudos cuidadosos a respeito do metabolismo de precursores químicos demonstraram que a morfina e a codeína podem ser sintetizadas pelo fígado do rato, mas não pelo cérebro (Weitz e col., 1987). Assim, os opiáceos verdadeiros podem realmente ser de origem endógena, criando mais confusão em relação ao seu papel.

Interações entre o cérebro e o trato digestivo

Pode parecer incoerente que as endorfinas e outros polipeptídeos neuroativos ocorram também fora do sistema nervoso central. Muitos são encontrados em outras regiões do organismo, principalmente no trato digestivo. Entretanto, algumas conexões muito interessantes vêm sendo gradualmente reveladas.

Há muito é sabido que vários dos hormônios envolvidos nos processos digestivos são polipeptídeos, e um desses, a *secretina*, foi descoberta em 1902 pelos

pesquisadores ingleses Bayliss e Starling. Essa descoberta se tornou clássica, porque foi a primeira ocasião em que se identificou uma substância química produzida em um órgão, transportada pelo sangue e que possuía um efeito claramente demonstrado em um órgão diferente. Essa descoberta levou ao uso do termo *hormônio*, que em grego significa um mensageiro. A mensagem transmitida pela secretina, que é liberada pelo intestino, é estimular a secreção pancreática.

Um outro hormônio liberado pelo intestino é a *colecistoquinina* (CCK), um polipeptídeo de 33 aminoácidos, muitas vezes referido como CCK-33. A CCK causa a contração da vesícula biliar, de modo que a bile seja liberada no interior do intestino, e também estimula a secreção de enzimas pancreáticas, uma ação anteriormente atribuída a uma outra enzima, a *pancreozimina*. Entretanto, desde que ficou conhecida a sequência desses polipeptídeos, percebeu-se que eram idênticos.

A surpresa veio quando foi descoberto que o cérebro contém sítios receptores para a CCK, um hormônio conhecido apenas por sua função na digestão. O cérebro contém uma enzima semelhante à tripsina, que separa a CCK-33 de seus aminoácidos terminais, formando CCK-8. Este fragmento parece ser importante na regulação da ingestão de alimento e saciedade. A infusão de CCK-8 inibe a ingestão de alimento em ratos e carneiros famintos. Tal constatação mostrou-se ainda mais desafiadora quando se verificou que camundongos geneticamente obesos possuíam menos CCK-8 no córtex cerebral que os não-obesos (Straus e Yalow, 1979).

A CCK-8 também inibe a ingestão de alimento induzida pelo estresse em ratos, o que é especialmente interessante, pois a ingestão induzida pelo estresse é mediada por opiáceos e, como talvez fosse esperado, a naloxona bloqueia este efeito.

Um outro hormônio intestinal, o *peptídeo vasoativo intestinal* (VIP, uma cadeia de 28 aminoácidos), é também encontrado em altas concentrações no córtex cerebral, apontando novamente para uma ampla área de estreita conexão entre as funções cerebrais e digestivas.

A maioria das pesquisas acerca de peptídeos ativos foram realizadas em mamíferos. Entretanto, há um crescente corpo de informações acerca dos peptídeos

ativos em outros vertebrados e em vários invertebrados. Há fortes indícios de que as moléculas peptídicas encontram-se amplamente presentes como sinais transmissores e moduladores em todo o reino animal.

Um exemplo é o efeito de opiáceos no processo conhecido como pinocitose em amebas. A *pinocitose* é o processo pelo qual uma ameba capta pequenas porções do meio circundante através de uma invaginação da membrana celular, que depois se fecha, deixando no interior uma gotícula que é incorporada à célula. O processo pode ser induzido por íons sódio e depois suprimido pela beta-endorfina, metencefalina e morfina. Esses agentes devem agir por meio de receptores opiáceos típicos, pois o efeito deles é abolido pela naloxona, o antagonista discutido anteriormente. Isso sugere que os opiáceos exercem um papel normal em amebas, mas de forma alguma pode ser considerado uma prova.

Um exemplo de um polipeptídeo de ocorrência ampla é a insulina, que foi encontrada em insetos, anelídeos, moluscos e vários organismos unicelulares. O papel da insulina nesses organismos ainda não foi elucidado. Outros peptídeos, já bem conhecidos junto aos vertebrados superiores, foram encontrados em diversos invertebrados, organismos unicelulares e até mesmo leveduras e bolor. A função desses vários peptídeos é em grande parte ainda obscura e espera-se que estudos adicionais revelem informações bastante interessantes.

Mais do que qualquer coisa, a ampla distribuição dos peptídeos ativos sugere que a comunicação por meio de agentes bioquímicos surgiu bem precocemente na evolução e que esses mecanismos foram mantidos praticamente intactos nos organismos superiores. O que se formou em organismos complexos foram sistemas anatômicos, nos quais ocorreu especialização, com diferenciação de células secretoras especializadas e células-alvos, que, por sua vez, possibilitaram o desenvolvimento de sistemas especializados de comunicação.

A ampla ocorrência no sistema nervoso daquilo que se conhece como hormônios, enfatiza o imbricamento entre os sistemas nervoso e endócrino e demonstra claramente, não apenas que os dois sistemas são interdependentes, mas também que muitos dos meios de comunicação entre as células são semelhantes ou até mesmo idênticos.

A seguir, serão analisados alguns exemplos da função endócrina nos invertebrados; neles, o papel do sistema nervoso na produção de hormônios e controle da função endócrina é ainda mais proeminente que nos vertebrados.

INVERTEBRADOS: CONTROLE E INTEGRAÇÃO

Nos invertebrados mais organizados, as funções se encontram tanto sob controle endócrino como nervoso. À semelhança dos vertebrados, o sistema nervoso serve para comunicação rápida, essencial a ações relacionadas à fuga, alimentação, acasalamento, etc. Como nos vertebrados, o sistema endócrino produz hormônios que controlam processos mais lentos, como crescimento, maturação e muitas outras funções metabólicas. O sistema nervoso exerce um papel direto e primordial na produção de hormônios e está intimamente integrado ao sistema endócrino.

Funções do sistema nervoso

Foi visto que o sistema nervoso central de vertebrados coordena um grande número de funções, tanto nervosas como endócrinas, que são controladas separadamente. O aparente contraste entre o controle nervoso (geralmente rápido) e o hormonal (geralmente lento a extremamente lento) desfaz-se frente a uma análise mais minuciosa. A transmissão de um neurônio a outro e de um neurônio ao efetuator é geralmente de natureza química. O próprio sistema nervoso central é o principal produtor de hormônios, exercendo grande parte da sua função reguladora.

Quando o papel do sistema nervoso de invertebrados, com um nível menor de organização, é examinado, faz-se necessário uma definição mais precisa de sistema nervoso que aquela usada para vertebrados, onde o significado do termo é evidente.

Um sistema nervoso pode ser definido como um agrupamento de neurônios especializados para a transmissão repetida e organizada de informações de sítios receptores sensoriais para neurônios, ou entre neurônios, ou de neurônios para os efetutores (p. ex., músculos,

glândulas, etc.). Essa definição exclui a existência de um sistema nervoso em animais unicelulares (protozoários), embora as funções no interior dessas células possam ser coordenadas com o auxílio de organelas condutoras.

De um modo geral, é razoavelmente fácil reconhecer um neurônio ou célula nervosa, com base no seu potencial de membrana e na capacidade de produção de repetidos potenciais de ação. Entretanto, pode ser difícil reconhecer se uma célula “neurosecretores” é realmente uma célula nervosa modificada. Sua localização em associação às células nervosas auxilia o reconhecimento e informações adicionais podem ser obtidas por meio dos potenciais de ação, características estruturais e funcionamento de estruturas similares em espécies relacionadas.

Os neurônios de invertebrados possuem as mesmas características que os neurônios de vertebrados. São capazes de produzir *potenciais de ação* que consistem de alterações na permeabilidade e no potencial de membrana. Tais potenciais de ação são de natureza tudo ou nada e podem ser propagados em uma fibra nervosa ou axônio. Os neurônios típicos têm a capacidade de produzir repetidos potenciais de ação breves que duram entre uma fração de milissegundo e vários milissegundos. Tais neurônios estão presentes em todos os principais filos, exceto protozoários e esponjas.

A transferência de informações de um neurônio a outro ocorre nas *sinapses*, que geralmente apresentam evidências de *transmissão química*. Como nos vertebrados, as membranas dos dois neurônios, na maioria das vezes, encontram-se espacialmente separadas e a transmissão se dá pela liberação de *uma substância transmissora química* intermediária. Entretanto, parece que ocorre transmissão elétrica direta em determinadas sinapses, onde as membranas das duas células tornam-se contíguas, uma situação que também prevalece em algumas sinapses de vertebrados.

Os *potenciais pós-sinápticos* típicos parecem estar universalmente presentes em pelo menos quatro filos principais: moluscos, anelídeos, artrópodos e cordados. Eles podem ser *potenciais pós-sinápticos excitatórios* ou *inibitórios*. Em geral, os potenciais pós-sinápticos excitatórios consistem de uma diminuição na polarização da membrana (na direção de uma despo-

larização completa), enquanto os potenciais inibitórios consistem de um aumento no potencial de membrana (hiperpolarização). Essas características gerais são em princípio similares nos neurônios e sistemas nervosos de invertebrados e vertebrados.

Neurosecreção

A importância de órgãos e *células neurosecretores especializadas* foi reconhecida em invertebrados bem antes de confirmada a relevância delas em vertebrados. As células neurosecretores são difíceis de serem definidas e caracterizadas, de sorte que são fácil e inequivocamente reconhecidas; o principal método para a localização precisa de tais células ainda depende do uso de certos corantes e outras substâncias que têm uma afinidade especial por células neurosecretores.

Órgãos neuro-hemais

Os *órgãos neuro-hemais* são grupos de neurônios que servem como fonte de secreção. Essas células possuem fibras nervosas nas quais o agente secretado é transportado e geralmente terminam em íntima associação com uma estrutura vascular. Ali formam um *órgão neuro-hemal*, no qual a secreção é armazenada e liberada. Os órgãos neuro-hemais têm ampla distribuição, mas ainda não se sabe ao certo se fazem conexão com todos os órgãos neurosecretores.

Nos fitos animais mais organizados, os sistemas neurosecretores são fundamentais para o controle e operação dos mecanismos endócrinos. Já foi abordada a importância da neurosecreção no controle de órgãos endócrinos de vertebrados; entre os invertebrados, a neurosecreção parece ser ainda mais importante.

Mais adiante neste capítulo serão discutidos exemplos da função endócrina em alguns insetos, nos quais a neurosecreção e os órgãos neuro-hemais têm um papel central nos sistemas de controle. Os sistemas neurosecretores são também fundamentais em anelídeos e crustáceos; eles estão envolvidos no controle da reprodução, metabolismo, muda, pigmentação, etc.

Embora algumas das glândulas de vertebrados, bem como de invertebrados, estejam fora do controle neuroendócrino direto, a função normal da maior parte das

glândulas ou de todas elas, depende basicamente da regulação do sistema nervoso, diretamente através das vias nervosas ou por mecanismos hormonais. Parece que o controle por mecanismos neurosecretores é regra geral em todos os animais nos quais os mecanismos endócrinos exercem um papel fundamental.

Hormônios e função endócrina

A função endócrina é melhor compreendida e mais amplamente estudada naqueles invertebrados, que do ponto de vista morfológico, são considerados altamente organizados. Há duas razões para isso: a primeira é que um animal altamente organizado, como um inseto, necessita de um controle e integração mais refinados que um animal menos organizado, como a anêmona. A outra razão é que, em animais mais organizados, muitas funções são delegadas a órgãos especializados. Isso permite experimentos, tais como a remoção de órgãos, reimplante, extração de compostos ativos e outros procedimentos que são difíceis ou impossíveis de serem realizados em animais com menor grau de organização.

Os grupos nos quais os órgãos de secreção interna foram claramente demonstrados e são razoavelmente bem entendidos são os moluscos (notadamente cefalópodos), anelídeos, crustáceos, insetos e tunicados. Todos esses são animais altamente organizados, nos quais a complexidade do funcionamento e especialização dos órgãos facilitam a pesquisa endócrina. Em particular, os insetos foram estudados mais detalhadamente por razões que compreendem o fácil acesso, facilidade de coleta e reprodução, tolerância a procedimentos cirúrgicos radicais e importância econômica.

A maioria dos hormônios de invertebrados diferem dos de vertebrados, tanto em relação à composição química quanto aos efeitos. Muitos hormônios de vertebrados que interferem profundamente no crescimento, desenvolvimento de gônadas, processos metabólicos, etc., não exercem nenhum tipo de efeito junto aos invertebrados.

Entretanto, um crescente conjunto de informações sugere a existência de muitas similaridades em determinadas áreas. As moléculas mensageiras, assim como receptores apropriados conhecidos nos vertebrados, foram identificados em vários invertebrados diferentes e até mesmo em organismos unicelulares e vegetais. A adrenalina estimula o sistema adenilato ciclase em pro-

tozoários e o efeito é bloqueado por um antagonista específico do receptor, o propranolol, exatamente como em vertebrados.

Isso indica a existência de uma similaridade fundamental no mecanismo bioquímico, embora seu funcionamento exato em protozoários ainda seja desconhecido. De modo similar, as endorfinas alteram o comportamento alimentar das amebas, um efeito que é bloqueado pela naloxona, um inibidor do sítio receptor específico para endorfinas em vertebrados (Josefsson e Johansson, 1979). É lamentável que ainda sejamos virtualmente ignorantes acerca do papel normal, se existir algum, dessas substâncias em protozoários.

A insulina, ou materiais que em radioimunoensaios reagem de forma idêntica à insulina, foram encontrados em insetos, anelídeos, moluscos e eucariontes unicelulares (Roth e col., 1982). Um outro hormônio polipeptídico de vertebrado, a colecistoquinina, foi identificada em moscas-varejeiras e caracóis. Novamente, apenas é possível supor que esses hormônios tenham uma função normal, porém, ainda desconhecida, nos invertebrados (Osborne e col., 1982).

O fato inesperado de que várias substâncias mensageiras conhecidas nos vertebrados sejam encontradas amplamente entre os invertebrados, bem como em organismos unicelulares, sugere que essas substâncias sejam muito mais antigas, do ponto de vista evolutivo, do que se acreditava. Os hormônios e os sistemas endócrinos encontrados nos vertebrados parecem ter originado a partir de alguns dos mais simples organismos conhecidos – organismos desprovidos de glândulas, nervos ou sistema circulatório. Atualmente, tem-se a impressão de que o sistema endócrino pode ser uma forma altamente especializada de mecanismos biológicos gerais de origem bem antiga.

Endocrinologia dos insetos

Muda, fase de pupa, metamorfose

Os hormônios exercem uma função fundamental na fisiologia dos insetos, principalmente no crescimento, muda, fase de pupa e metamorfose para a forma adulta madura. Esses fenômenos foram estudados em muitas espécies diferentes, mas considerando que há em torno de um milhão de diferentes espécies de insetos, a fração é realmente muito pequena.

Apesar da imensa variedade de insetos, as princi-

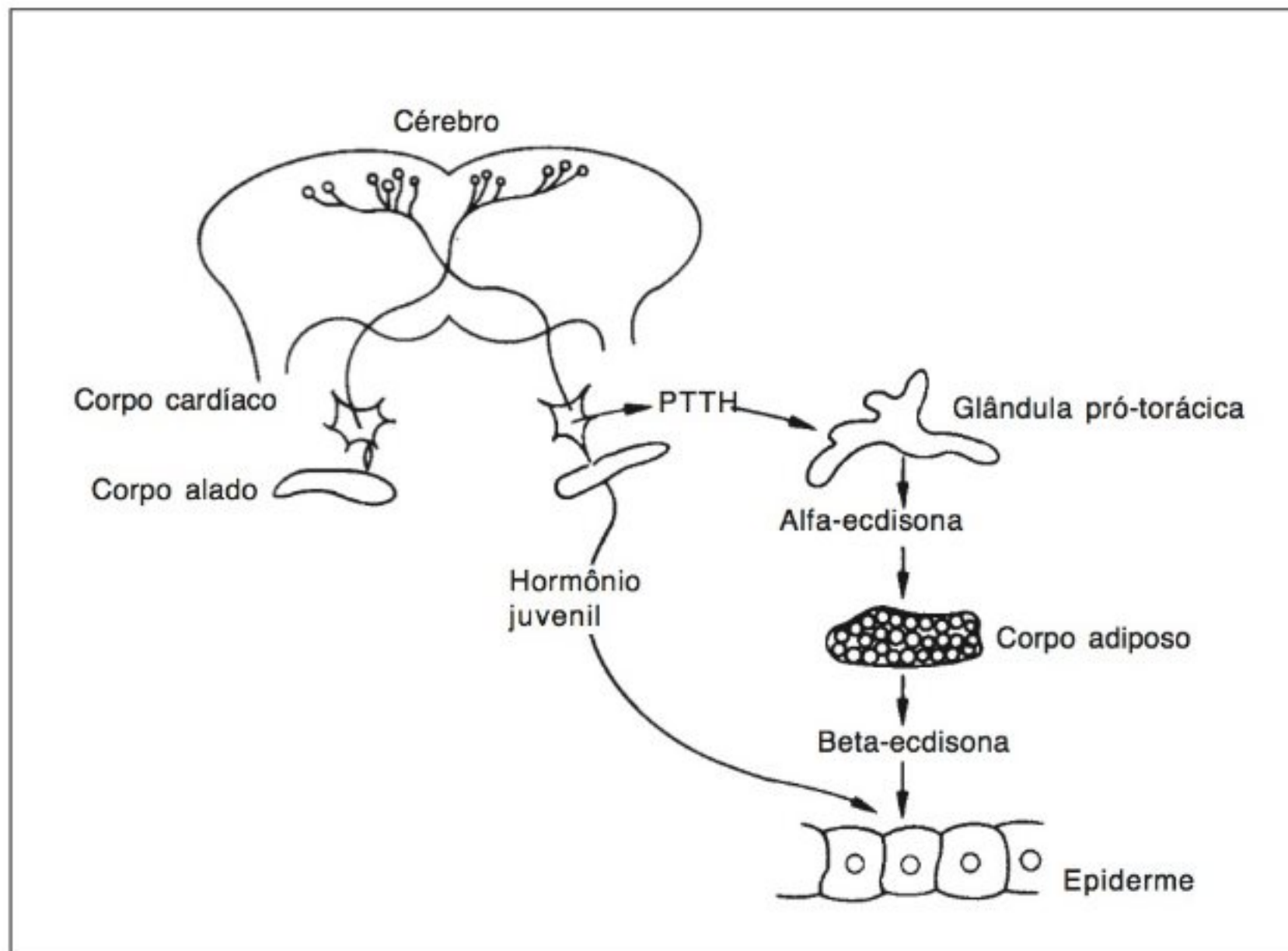


Fig. 12.7 Sistema endócrino de insetos envolvido na metamorfose. O hormônio PTTH (hormônio pró-toracicotrópico), secretado pelos corpos cardíacos, estimula a secreção de alfa-ecdisona, que no corpo adiposo é hidroxilada, formando beta-ecdisona. A epiderme digere a cutícula antiga e secreta uma nova, sob influência da beta-ecdisona. A presença ou não de hormônio juvenil (JH) determina a morfologia da nova cutícula.

país características dos seus sistemas endócrinos parecem ser surpreendentemente similares. Os insetos, assim como os vertebrados, possuem dois tipos diferentes de glândulas endócrinas, tecidos glandulares e células neurosecretoras. Existem dois grupos principais de tecido glandular, as *glândulas pró-torácicas* que produzem os hormônios esteróides e os *corpos alados*, que produzem os hormônios com estrutura terpenóide. As células neurosecretoras são amplamente distribuídas nos diversos gânglios do sistema nervoso central e especialmente no cérebro; estas produzem uma grande variedade de peptídeos, que afetam e controlam numerosas e diferentes funções.

Em princípio, o crescimento e o desenvolvimento são controlados pelos mesmos hormônios nos insetos *hemimetabólicos*, que sofrem várias mudanças à medida que gradualmente se transformam da forma recém-eclodida em adultos, utilizam os mesmos hormônios que os *insetos holometabólicos*, que permanecem completamente na forma larvária por muitas mudas e depois se transformam em pupas, a partir das quais emergem os adultos completamente formados. Os dois tipos serão abordados.

Como exemplo de um inseto hemimetabólito, será

usado o barbeiro sul-americano, *Rhodnius*, um parente do percevejo comum. O *Rhodnius* eclode do ovo como um minúsculo barbeiro, uma ninfa, que ao longo de cinco estágios gradualmente se desenvolve até a forma adulta. Em cada estágio, a ninfa precisa se alimentar de sangue antes de poder passar ao próximo estágio, quando solta a cutícula antiga. Após ter sugado sangue, passam-se cerca de 4 semanas; a ninfa então solta a sua cutícula antiga e aumenta de tamanho ao preencher o sistema traqueal com ar antes que a nova cutícula endureça. Assim, está pronta para novamente sugar sangue; mas, se não houver oportunidade para tal, ela consegue, ainda, sobreviver por muitos meses. Entretanto, se for capaz de obter sangue, ela sofrerá nova muda cerca de 4 semanas depois.

A muda do *Rhodnius* (ver Fig. 12.7) é estimulada por um hormônio, *ecdisona* (também conhecido como hormônio da muda), que é secretado após a ingestão de sangue por duas *glândulas pró-torácicas*, localizadas no tórax do inseto. As glândulas pró-torácicas são estimuladas por um hormônio (PTTH) secretado por células neurosecretoras especializadas do cérebro.

O *Rhodnius* adulto possui asas e gônadas maduras, e difere das formas larvárias também em outros aspec-

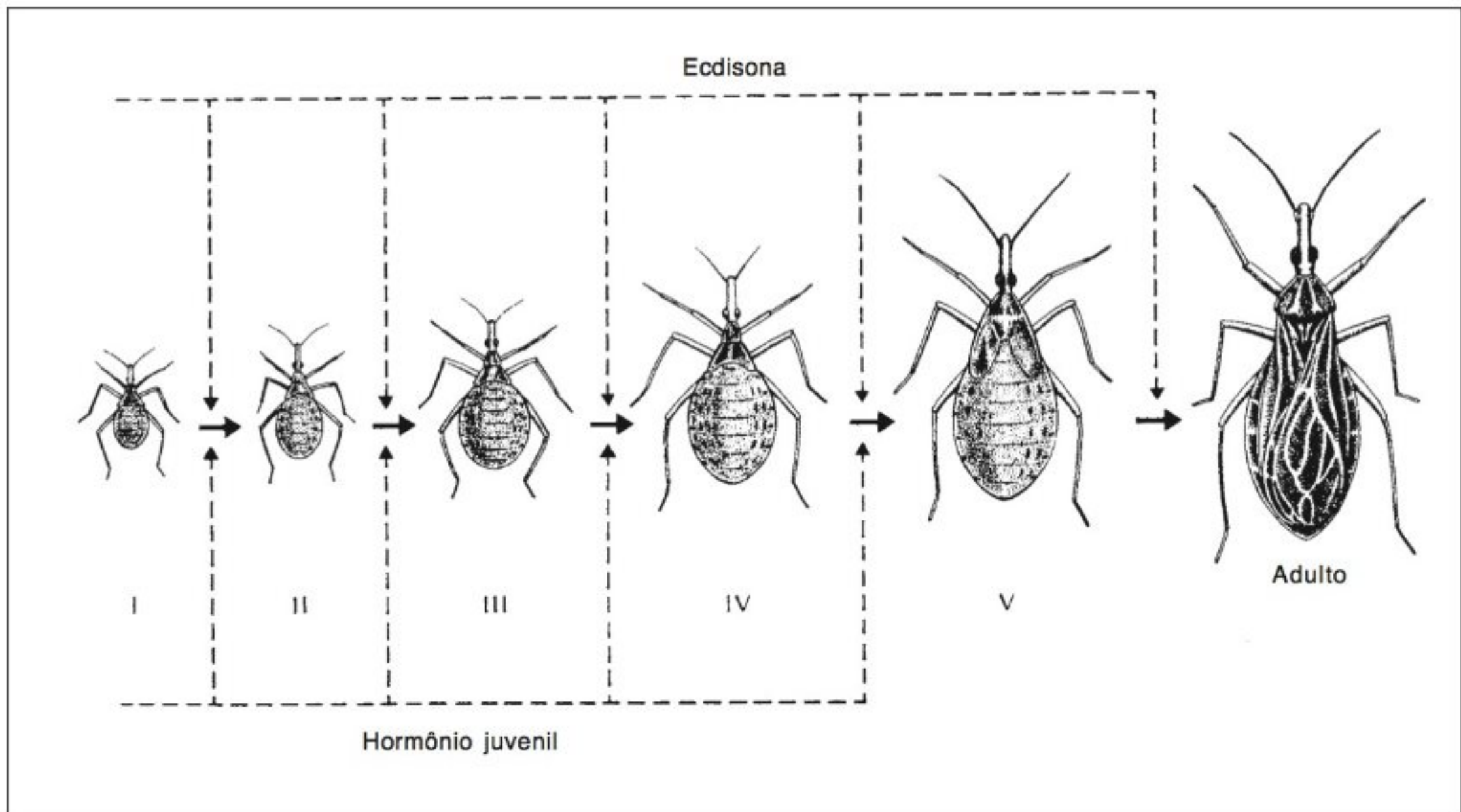


Fig. 12.8 O barbeiro *Rhodnius* desenvolve-se em um adulto por meio de cinco mudas. Cada uma dessas mudas é resultante da liberação do hormônio ecdisona das glândulas pró-torácicas. Nas primeiras quatro mudas, o hormônio juvenil (proveniente dos corpos alados) faz com que a nova cutícula seja do tipo larvária, impedindo dessa maneira a formação do adulto. Na última muda, a ausência do hormônio juvenil resulta em um adulto completamente desenvolvido.

tos. O que orienta esse desenvolvimento? A ausência de caracteres do adulto nos estágios iniciais da ninfa é devida a um outro hormônio, o *hormônio juvenil*, que é secretado pelo *corpo alado*, um pequeno agrupamento de células logo atrás do cérebro.

O hormônio juvenil determina que a nova cutícula tenha características de ninfa e sua presença impede a formação dos caracteres do adulto. Desse modo, em todos os estágios iniciais da ninfa, quando hormônio juvenil está presente, a ecdisona promove a muda que resulta em uma ninfa maior. No quarto estágio de ninfa, a quantidade de hormônio juvenil diminui, e no quinto estágio é iniciado o desenvolvimento das asas. Na última muda, não há hormônio juvenil e o adulto é formado (Fig. 12.8).

Examinemos as evidências do controle endócrino desses eventos. Se um *Rhodnius* no quinto estágio for decapitado logo após a ingestão de sangue, a muda final não ocorrerá, embora o animal acéfalo consiga viver por mais de um ano. Isso sugere que o hormônio da

muda, a ecdisona, é produzido na cabeça. Entretanto, se a decapitação for realizada após um determinado “período crítico”, o qual ocorre em torno do sétimo dia depois da ingestão de sangue, o animal sofrerá a muda e desenvolver-se-á em um adulto acéfalo. Portanto, a cabeça é necessária apenas no início do período e não para a muda propriamente dita.

A diferença pode ser demonstrada como sendo resultante de fatores endócrinos, pois se o sangue de um inseto decapitado após o período crítico for transferido para um inseto decapitado antes desse mesmo período, ocorrerá indução da muda neste último animal. A explicação para tal resultado é que, durante o período crítico, o cérebro libera um hormônio, o *hormônio cerebral*,*

* O cérebro é a fonte de vários hormônios, mas ficou convencionalizado entre os endocrinologistas de insetos utilizar o termo *hormônio cerebral* para o agente que especificamente ativa a glândula pró-torácica e causa a liberação de ecdisona. Ele é também conhecido como *hormônio pró-toracicotrópico* (PTTH).

que estimula a glândula pró-torácica. Se a decapitação for realizada precocemente, a glândula pró-torácica não será nunca estimulada; se for realizada mais tarde, o hormônio cerebral já terá exercido o seu efeito e não será mais necessário, a ecdisona será liberada e a muda será induzida no tempo devido.

O modo mais simples de realizar uma transfusão sanguínea nesses insetos é conectá-los a um curto capilar de vidro, que pode ser fixo no pescoço do inseto decapitado por meio de uma gota de cera (Fig. 12.9). Se juntarmos uma ninfa de quinto estágio, que tenha ingerido sangue e passado pelo período crítico, e uma ninfa pequena do primeiro estágio, recém-eclodida do ovo e ainda sem se alimentar, esta última desenvolverá características do adulto, tais como asas e órgãos genitais, parecendo um adulto anão. Se o experimento for repetido com uma ninfa do primeiro estágio, porém mais velha, esse animal será novamente induzido a mudar, mas não irá adquirir características do adulto, porque a essa altura já deverá ter produzido e liberado hormônio juvenil suficiente para se transformar em uma ninfa juvenil.

A ecdisona é evidentemente necessária para cada muda e seus efeitos são essencialmente modificados pelo hormônio juvenil, que é secretado posteriormente. Portanto, se a decapitação for realizada após a liberação do hormônio cerebral e estimulação da glândula pró-torácica, a muda será induzida; o tipo de muda depende se a decapitação tiver sido realizada antes ou depois da secreção do hormônio juvenil. Com a sincronia precisa da decapitação em relação à ingestão de sangue e período crítico, foi possível obter *Rhodnius* acéfalos de pequeno tamanho, com características morfológicas adultas.

Em resumo, pode-se verificar que uma muda resulta da liberação de ecdisona das glândulas pró-torácicas, liberação essa iniciada pelo hormônio cerebral que, por sua vez, é liberado quando o *Rhodnius* se enche de sangue. A hipótese de que a liberação do hormônio cerebral é resultante do estiramento do inseto, à medida que aumenta de volume, foi demonstrada experimentalmente em outro inseto, o percevejo da asclépiã (*Oncopeltus*). Se uma solução salina for injetada no abdome desse percevejo, o estiramento da parede abdominal induzirá à muda, mesmo na ausência de ingestão de alimento (Nijhout, 1979).

Em insetos holometabólicos, o problema não é apenas em relação à época da muda, mas também como se

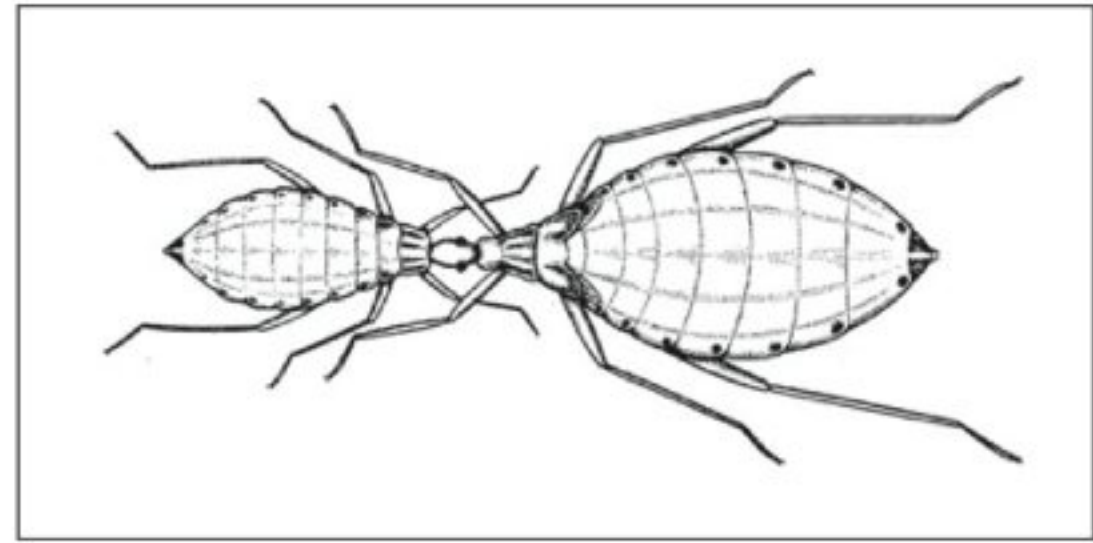


Fig. 12.9 A transferência de hormônios pelo sangue pode ser demonstrada pela união de dois animais. Neste caso, uma ninfa de *Rhodnius* no quarto estágio (à esquerda), com apenas a ponta da cabeça removida (o cérebro está intacto), foi unida a uma ninfa acéfala do quinto estágio (à direita) (Wigglesworth, 1959).

dá o desenvolvimento em direção ao próximo estágio de forma correta, seja larva, pupa ou adulto. A função endócrina que controla esses estádios foi bastante estudada em várias mariposas, incluindo a mariposa da seda (*Bombyx mori*), a mariposa do bicho da seda norte-americano (*Hyalophora cecropia*) e a larva do tabaco (*Manduca sexta*). As larvas dessas mariposas geralmente passam por quatro mudas (cinco estádios), todas iniciadas pela secreção de hormônio cerebral, que promove a liberação de ecdisona da glândula pró-torácica.

A presença do hormônio juvenil determina se a muda irá gerar uma larva, uma pupa ou um adulto (Fig. 12.10). A secreção da ecdisona e, portanto, os eventos que levam à muda, são iniciados durante um período crítico relativamente curto, quando o hormônio cerebral é secretado (barras horizontais). Nos estádios larvais iniciais, o hormônio juvenil está presente e o processo de muda leva à formação de uma outra larva maior. No último estágio, o nível de hormônio juvenil diminui acentuadamente, antes da secreção do hormônio cerebral, e uma pupa é formada (painel central). A muda final, o desenvolvimento da pupa em um adulto, depende da ausência do hormônio juvenil, do princípio ao fim (painel inferior).

Resta ainda uma questão: o que causa a diminuição do hormônio juvenil no último estágio larvário? A resposta parece residir no fato de que a secreção do hormônio juvenil é interrompida quando o animal atinge um tamanho crítico.

Nos estádios larvários mais precoces, os *corpora*

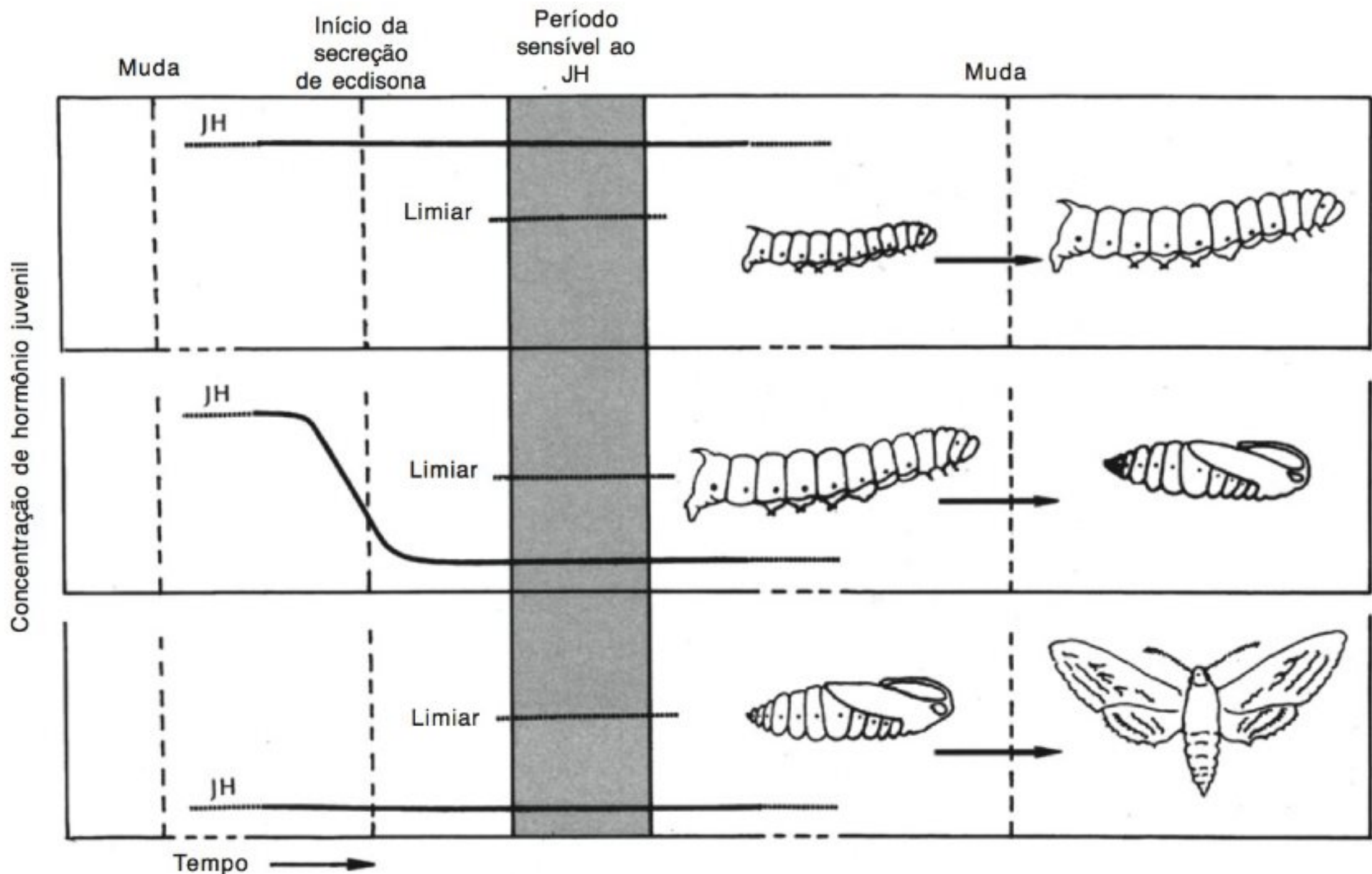


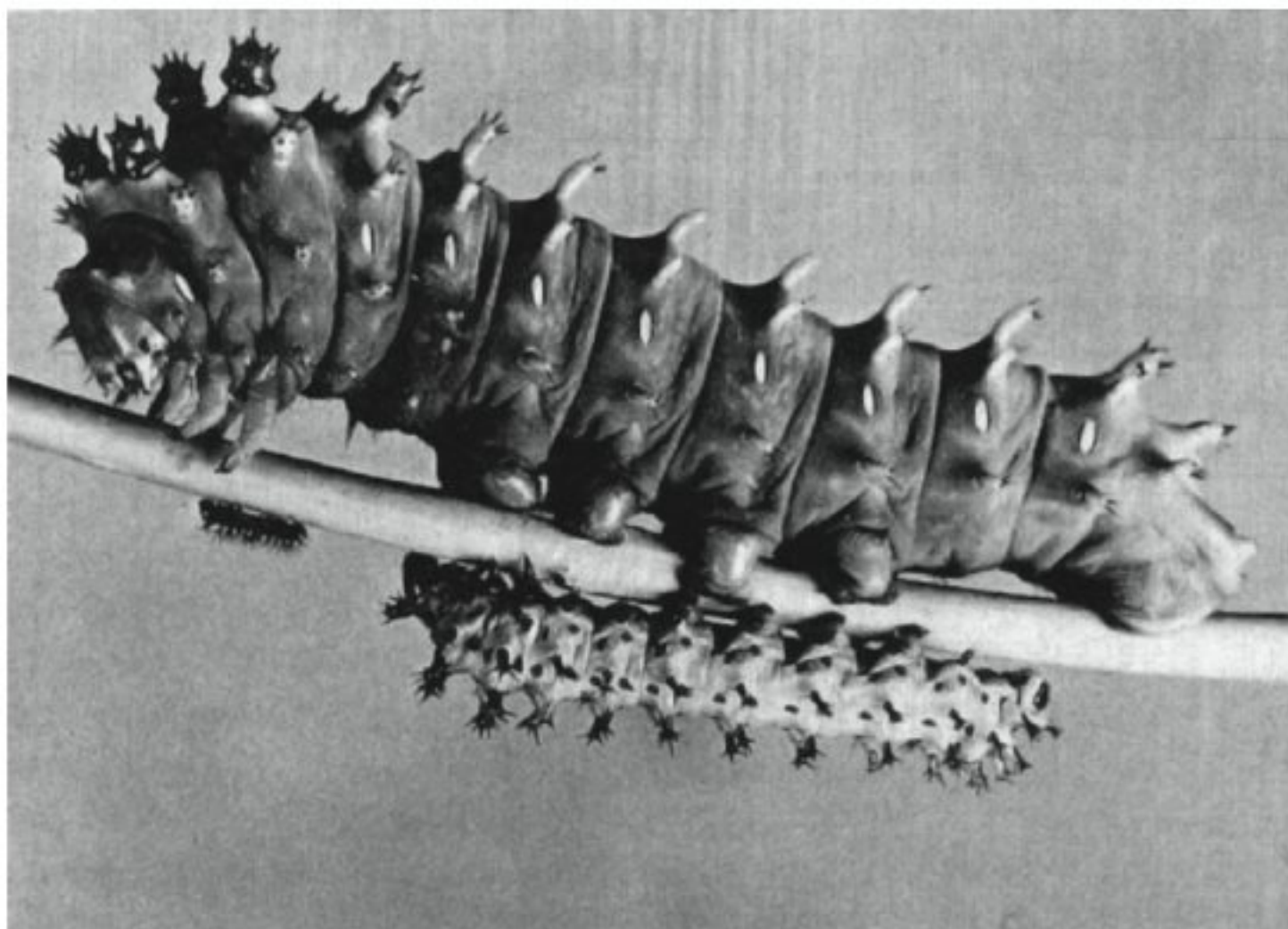
Fig. 12.10 A larva do tabaco (*Manduca sexta*) realiza a sua muda em resposta ao hormônio da muda, a ecdisona. Se a muda resultarem uma outra larva, a determinação de uma pupa ou um adulto ocorrerá durante um período crítico relativamente curto, de um dia ou dois (área sombreada). Se o hormônio juvenil estiver presente acima do nível limiar, a larva se transformará em uma larva maior, porém similar (painel superior). Se o hormônio juvenil estiver abaixo do limiar, antes do período crítico, a próxima muda resultará em uma pupa (painel central). Na ausência continuada de hormônio juvenil, o desenvolvimento progride para o próximo estágio e uma mariposa adulta surge a partir da pupa (painel inferior). (Diagrama por cortesia de H. F. Nijhout, baseado em Nijhout e Wheeler, 1982.)

allata (corpos alados) liberam hormônio juvenil, de modo que a larva transforma-se em outra larva, a qual, devido à sua pele frouxa e enrugada, pode crescer e aumentar de tamanho quando se alimenta. Ao término do quinto estágio larvário, os *corpora allata* param de secretar o hormônio juvenil, e na próxima muda, uma cutícula mais rígida é formada (isto é, uma pupa). Na pupa, os tecidos larvários são degradados e transformados em estruturas pupárias. Após a muda final, quando não há mais hormônio juvenil, surge uma mariposa adulta totalmente desenvolvida (Fig. 12.10).

A maneira mais simples de confirmar o funcionamento do *corpus allatum* é remover este órgão no bicho da seda jovem, durante um dos estádios iniciais. Se isso for feito, a muda ocorrerá normalmente (o sistema cé-

rebro pró-torácico permanece intacto), porém, ao invés do desenvolvimento de uma outra larva, a muda resulta em uma pupa diminuta, a partir da qual, por sua vez, emerge um adulto minúsculo (Fig. 12.11). Não há outro efeito ocasionado pela remoção do *corpus allatum* (e conseqüentemente, do hormônio juvenil), de modo que, exceto pelo tamanho, um adulto de aparência normal se desenvolve a partir da pupa.

O papel do *corpus allatum* pode ser confirmado por transplante. Se vários *corpora allata* das larvas iniciais forem implantados no último estágio larvário, a próxima muda não produzirá uma pupa, mas uma larva com tamanho acima do normal. Essa larva pode continuar a crescer e com a introdução de mais *corpora allata*, é possível produzir uma larva gigante que pode se trans-



LARVA DO BICHO DA SEDA. A larva do bicho da seda, *Hyalophora cecropia*, no primeiro, terceiro e quinto estádios. Após o quinto estágio, a larva vira pupa e sofre uma metamorfose completa, quando então emerge a mariposa adulta. (Cortesia de Charles Walcott, Universidade Estadual de Nova Iorque, Stony Brook.)

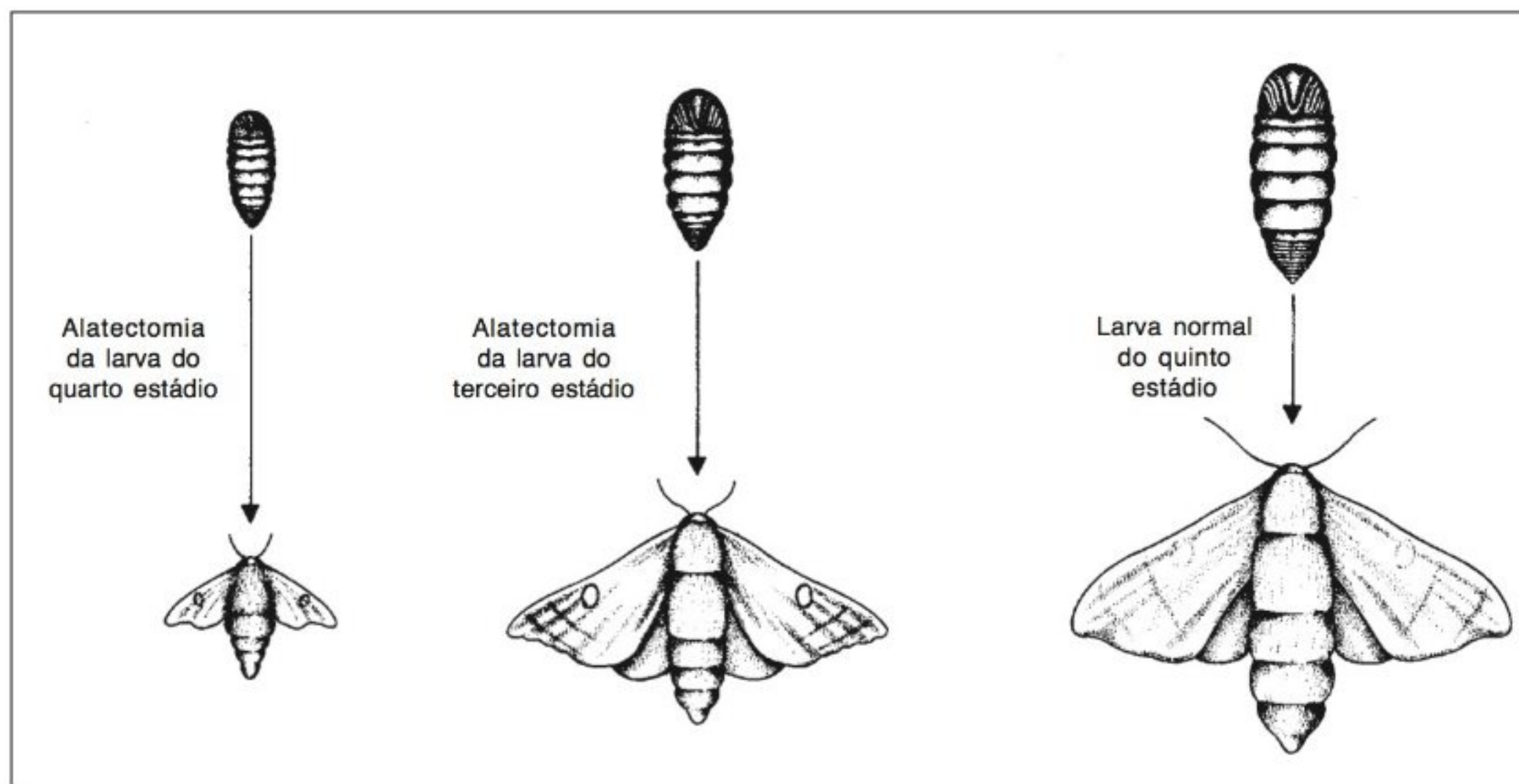
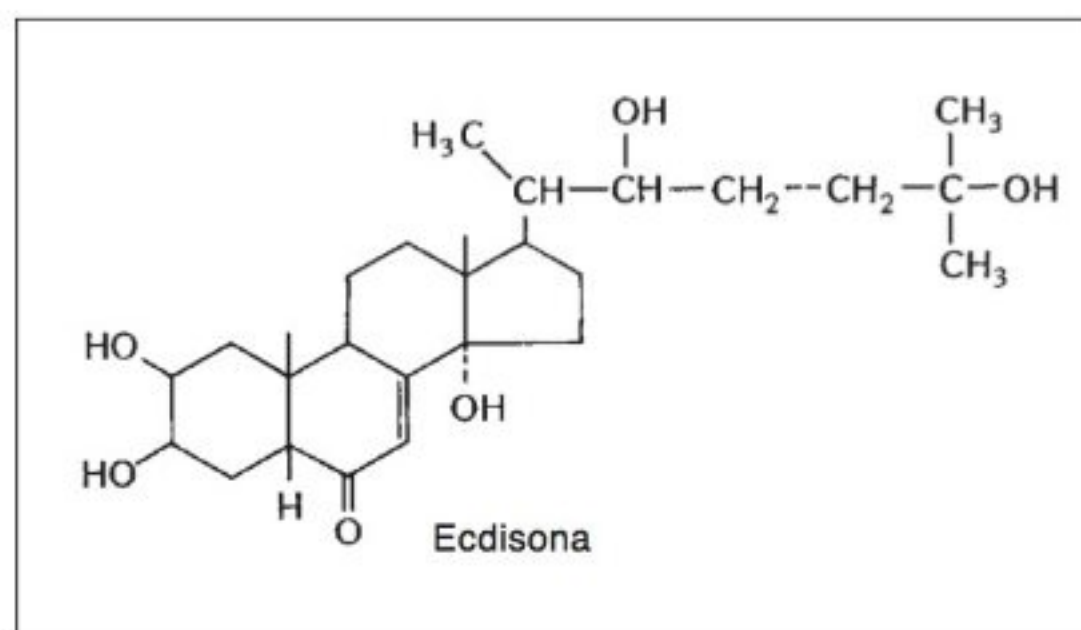


Fig. 12.11 Se os *corpora allata* de uma larva imatura de mariposa forem removidos, ela ficará privada do hormônio juvenil e, ao invés de virar pupa, sofrerá uma muda larvária, se transformará numa pupa. Em seguida, um adulto pequeno emergirá (Highnam e Hill, 1969).

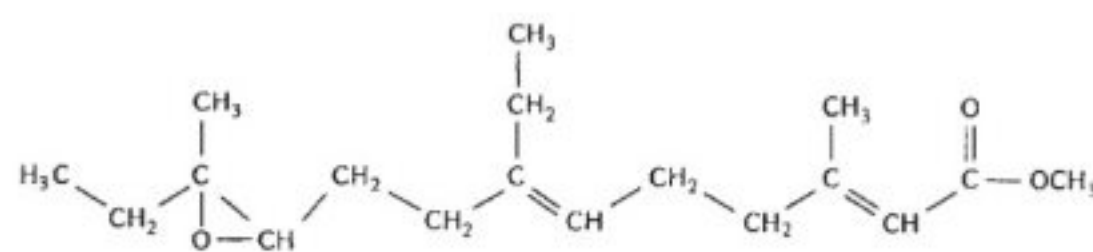
formarem um adulto gigante. Há um limite para tal desenvolvimento e é improvável que um animal sobreviva além do sétimo estágio artificial.

A estrutura química dos hormônios discutidos deve ser mencionada para fins de comparação com os hormônios de vertebrados. A ecdisona é um esteróide (Karlson e Sekeris, 1966) que foi originalmente isolado e cristalizado pela extração de 500 kg de pupas do bicho-da-seda, fornecendo 25 mg do hormônio cristalino. A estrutura química completa do hormônio foi finalmente determinada a partir de material extraído de 1.000 kg de pupas de bichos-da-seda secas (correspondendo a cerca de 4 toneladas de peso fresco). É interessante que a ecdisona seja um esteróide, pois a grande maioria dos hormônios esteróides é encontrada nos vertebrados.

O hormônio juvenil, por outro lado, é inteiramente diferente. Sua estrutura é similar aos terpenos.



Um grande número de compostos com atividade similar ao hormônio juvenil foi isolado e muitos foram sintetizados, alguns aparentemente mais potentes que os de ocorrência natural. O principal hormônio natural é o do bicho-da-seda norte-americano, que tem a seguinte estrutura (Röller e col., 1967):



A síntese de compostos com atividade similar ao hormônio juvenil é um desafio, pois podem ser poten-

ciais inseticidas. Esses compostos são eficazes em quantidades extremamente pequenas e se forem administrados nos períodos adequados, durante o ciclo normal de vida dos insetos, poderão impedir o desenvolvimento normal do adulto e, conseqüentemente, a sua reprodução. A vantagem dos hormônios juvenis como inseticidas é que os insetos têm menor probabilidade de desenvolver imunidade a substâncias das quais normalmente dependem, do que às várias substâncias venenosas atualmente em uso.

Como alguns dos hormônios juvenis artificiais agem mais especificamente em alguns insetos que em outros, o desenvolvimento de inseticidas que sejam mais específicos para uma determinada espécie de inseto pode ser viável – uma perspectiva muito mais atraente que o uso de substâncias altamente tóxicas, como o DDT, que mata igualmente insetos desejáveis e indesejáveis. Ademais, como o hormônio juvenil exerce pouco ou nenhum efeito sobre muitos outros animais, pelo menos não em predadores vertebrados, tais substâncias, provavelmente, produzirão menores efeitos ecológicos desastrosos.

O fator papel

A descoberta accidental de um hormônio juvenil de ocorrência natural sugere que vegetais já utilizem tais compostos como proteção. Essa descoberta foi feita por um pesquisador tcheco, Dr. Karel Sláma, quando veio trabalhar por um ano na Harvard University e trouxe consigo seu estoque de percevejos *Pyrrhocoris*. No laboratório, esses percevejos são alimentados com sementes de tília e papel-toalha é utilizado como superfície para eles escalam. Em Harvard, eles não se desenvolveram em adultos após o quinto estágio, mas em formas imaturas do sexto e até mesmo do sétimo estágio, de tamanho muito acima do normal.

A impressão que se tinha era de que os percevejos tinham sido expostos inadvertidamente à contaminação com hormônio juvenil. Uma comparação sistemática de todas as diferenças possíveis entre as condições nos Estados Unidos e na Europa revelou que os papéis-toalha usados em Harvard continham uma substância com a mesma atividade do hormônio juvenil (Sláma e Williams, 1966).

Descobriu-se que todos os papéis de fabricação americana, incluindo papel de jornal, continham a subs-

tância. Ela não era adicionada durante a manufatura, mas era originária da madeira de pinheiros usados na manufatura de papel nos Estados Unidos. Os papéis de origem japonesa ou européia não produziam tal efeito. A substância, denominada *fator papel*, foi isolada e tem alguma semelhança química com o hormônio juvenil. Isso sugere que muitos terpenos, comumente presentes em materiais vegetais, especialmente em árvores sempre-verdes, podem ser protetores naturais que evoluíram como uma medida de defesa contra insetos predadores.

Os hormônios dos insetos discutidos até aqui estão todos relacionados ao controle do crescimento e desenvolvimento, porém, muitos outros processos fisiológicos encontram-se também sob controle endócrino. Como exemplo, será descrito sucintamente um hormônio relacionado à regulação da excreção de água em insetos sanguessuga, que, devido aos seus hábitos alimentares, estão periodicamente sujeitos a uma sobrecarga hídrica.

Neuro-hormônios

Os neuro-hormônios são muito importantes e desempenham uma ampla variedade de funções significativas para os insetos. A maioria dos neuro-hormônios são polipeptídeos produzidos, armazenados e liberados no sangue a partir de neurônios ou órgãos neuro-hemais (ver p. 520). Vasta quantidade de componentes, com efeitos fisiológicos importantes, foi isolada em diferentes espécies de insetos, mas a mera observação de que uma determinada substância causa um certo efeito fisiológico nem sempre é suficiente para garantir que a substância em questão exerça um papel normal no inseto.

No entanto, existem muitos casos em que estas funções são manifestadas e bem estabelecidas. Por exemplo, é evidente que a mobilização de lipídios nos gafanhotos migratórios, *Schistocerca gregaria*, está sob o controle neuro-hormonal. Como os seus vôos migratórios de longa duração impõem altas demandas para as suas reservas de energia, a gordura é o combustível mais importante. Quando o gafanhoto migratório alça um vôo longo, ele inicialmente queima os carboidratos, mas quando estes se esgotam, a atividade adicional depende da mobilização dos lipídios do corpo. A injeção de extratos de *corpora cardiaca* causa um aumento na concentração de lipídios no sangue dos gafanhotos. Efeitos similares são encontrados, não apenas nos gafanhotos, mas também em mariposas e outros insetos que mobili-

zam gordura. Vários hormônios desse tipo foram identificados como pequenos polipeptídeos com oito a dez aminoácidos (Nijhout, 1994).

Na barata *Periplaneta americana*, homogenatos de *corpora cardiaca* causam um aumento drástico no nível de trealose no sangue (um dissacarídeo que, durante a hidrólise, produz duas moléculas de glicose). Este hormônio, chamado *hipertrealosêmico* ou HTH, causa mobilização da trealose a partir do glicogênio armazenado. De novo, ele é um peptídeo com cerca de 10 aminoácidos.

O coração dos insetos também é influenciado por hormônios. Extratos de *corpora cardiaca* ou dos gânglios abdominais contêm peptídeos que aceleram o ritmo cardíaco, tanto quando este encontra-se elevado durante a insuflação das asas, quando o inseto emerge ou durante o vôo. Estes peptídeos neurosecretores, novamente, formam uma família de peptídeos similares, embora ligeiramente diferentes. Os neuro-hormônios, todavia, não constituem o único sistema de controle do coração dos insetos, pois em muitos casos, o tecido cardíaco é altamente innervado e encontra-se sob controle nervoso parcial.

Os neuropeptídeos também estão envolvidos em vários aspectos do comportamento social dos insetos. Por exemplo, em algumas borboletas, um produto neurosecretor do cérebro parece necessário para a produção e liberação do feromônio que as fêmeas utilizam para atrair os machos (ver p. 538). Estes hormônios são peptídeos consideravelmente grandes, com mais de trinta aminoácidos (Raina, 1993), mas como acontece com o ritmo cardíaco, a liberação de feromônios encontra-se sob controle nervoso parcial.

Eliminação de água – hormônios diuréticos. Nós lembramos que, em mamíferos o hormônio antidiurético é importante para a conservação de água. Em contraste, muitos insetos encontram-se em situação oposta, pois precisam eliminar o excesso de água.

A rápida excreção do excesso de água é especialmente importante para um inseto voador, tal como o mosquito. Um mosquito pode ingerir uma refeição de sangue que corresponde a duas vezes o seu peso corpóreo. O vôo e as manobras seriam um problema, a menos que ele pudesse se livrar rapidamente do excesso de água.

Os mosquitos sanguessugas começam a urinar a uma taxa elevada, mesmo antes do término da ingestão

de alimento. A diurese é mediada por um peptídeo de baixo peso molecular, proveniente da cabeça, que estimula a excreção de sódio. A hemolinfa desses insetos, coletada durante uma ingestão de sangue, estimula a secreção fluida nos túbulos de Malpighi isolados. Entretanto, a hemolinfa de um mosquito que ingere uma solução de sacarose não apresenta efeito diurético, indicando que o efeito natriurético é o principal fator na eliminação do excesso de fluido proveniente da ingestão de sangue (Beyenbach e Petzel, 1987).

O barbeiro *Rhodnius* enfrenta o problema de excesso de água cada vez que ingere uma porção de sangue. Imediatamente após a alimentação, excreta um grande volume de urina diluída, eliminando a maior parte do excesso de água. Esse aumento súbito na excreção do excesso de água é regulado por um hormônio que estimula a excreção de água.

A ação desse hormônio foi estudada em túbulos de Malpighi isolados de *Rhodnius*. Esses órgãos continuam a secretar urina se forem colocados no sangue do próprio inseto ou em uma solução salina apropriada. Se forem colocados no sangue de um *Rhodnius* recentemente alimentado, os túbulos secretarão um grande volume de urina, a uma taxa muito superior àquela observada quando colocados no sangue de um animal que não foi alimentado. Isso sugere que o sangue deva conter um hormônio diretamente responsável pela estimulação da secreção urinária (isto é, um *hormônio diurético*).

Extratos de vários órgãos de *Rhodnius*, conhecidos como produtores de hormônios, não afetam a secreção urinária, porém, extratos dos gânglios do primeiro segmento abdominal são efetivos. Esses gânglios contêm vários grupos de células neurosecretoras grandes e 97% da atividade diurética ocorre no grupo mais posterior.

Após *Rhodnius* ter sugado o sangue, há um aumento da produção de urina em menos de um minuto, demonstrando que o hormônio precisa ser liberado o mais rápido possível, indubitavelmente estimulado pelos reflexos nervosos envolvidos no processo de tomada de alimento ou pela expansão causada pela ingestão de sangue (Maddrell, 1963).

Esses poucos exemplos de hormônios de insetos são apenas indicativos da complexidade da regulação endócrina. A importância do sistema nervoso na produção hormonal é notável, não apenas em insetos, mas em

muitos outros invertebrados. Um número crescente de hormônios vem sendo isolado, identificado do ponto de vista químico, e finalmente sintetizado. Entretanto, o campo da endocrinologia de invertebrados é tão vasto que esta área de pesquisa fisiológica continuará a expandir e permanecerá ainda por muitos anos uma área de frutíferas investigações.

REFERÊNCIAS

- Bentley, P. J. (1976) *Comparative Vertebrate Endocrinology*. Cambridge: Cambridge University Press. 415 pp.
- Berridge, M. J., and Irvine, R. F. (1984) Inositol triphosphate, a novel second messenger in cellular signal transduction. *Nature, Lond.* 312:315–321.
- Beyenbach, K. W., and Petzel, D. H. (1987) Diuresis in mosquitoes: Role of a natriuretic factor. *News Physiol. Sci.* 2:171–176.
- Currie, M. G., Geller, D. M., and Cole, B. R. (1984) Purification and sequence analysis of bioactive atrial peptides (Atriopeptins). *Science* 223:67–69.
- De Luca, H. F. (1981) Recent advances in the metabolism of vitamin D. *Annu. Rev. Physiol.* 43:199–209.
- Dollins, A. B., Zhdanova, I. V., Wurtman, R. J., Lynch, H. J., and Deng, M. H. (1994) Effect of inducing nocturnal serum melatonin concentrations in daytime on sleep, mood, body temperature, and performance. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 91: 1824–1828.
- Highnam, K. C., and Hill, L. (1969) *The Comparative Endocrinology of the Invertebrates*. London: Edward Arnold. 270 pp. Second ed. (1977), 368 pp.
- Jensen, E. V., Numata, M., Brecher, P. I., and Desombre, E. R. (1971) Hormone-receptor interaction as a guide to biochemical mechanism. In *The Biochemistry of Steroid Hormone Action*, Biochemical Society Symposium no. 32 (R. M. S. Smellie, ed.), pp. 133–159. London: Academic Press.
- Josefsson, J.-O., and Johansson, P. (1979) Naloxone-reversible effect of opioids on pinocytosis in *Amoeba proteus*. *Nature, Lond.* 282:78–80.
- Karlson, P., and Sekeris, C. E. (1966) Ecdysone, an insect steroid hormone, and its mode of action. *Recent Prog. Horm. Res.* 22:473–502.
- Lüschen, W., Buck, F., Willig, A., and Jaros, P. P. (1991) Isolation, sequence analysis, and physiological properties of enkephalins in the nervous tissue of the shore crab *Carcinus maenas* L. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 88: 8671–8675.

- Maddrell, S. H. P. (1963) Excretion in the blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus* Stål. *J. Exp. Biol.* 40:247–256.
- McEwen, B. S. (1976) Interactions between hormones and nerve tissue. *Sci. Am.* 235:48–58.
- Moore-Ede, M. C. (1986) Jet lag, shift work, and maladaptation. *News Physiol. Sci.* 1:156–160.
- Nijhout, H. F. (1979) Stretch-induced moulting in *Oncopeltus fasciatus*. *J. Insect Physiol.* 25:277–281.
- Nijhout, H. F. (1994) *Insect Hormones*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 267 pp.
- Nijhout, H. F., and Wheeler, D. E. (1982) Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms. *Quart. Rev. Biol.* 57:109–133.
- Osborne, N. N., Cuello, A. C., and Dockray, G. J. (1982) Substance P and cholecystokinin-like peptides in *Helix* neurons and cholecystokinin and serotonin in a giant neuron. *Science* 216:409–411.
- Otsuka, M., Iversen, L. L., Hall, Z. W., and Kravitz, E. A. (1966) Release of gamma-aminobutyric acid from inhibitory nerves of lobster. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 56:1110–1115.
- Pert, C. B., and Snyder, S. H. (1973) Opiate receptor: Demonstration in nervous tissue. *Science* 179:1011–1014.
- Raina, A. K. (1993) Neurohormone control of sex pheromone biosynthesis in Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 38:329–349.
- Reiter, R. J. (1986) The pineal gland: an important link to the environment. *News Physiol. Sci.* 1:202–205.
- Röller, H., Dahm, K. H., Sweely, C. C., and Trost, B. M. (1967) The structure of the juvenile hormone. *Angew. Chem. (Engl.)* 6:179–180.
- Roth, J., LeRoith, D., Shiloach, J., Rosenzweig, J. L., Lesniak, M. A., and Havrankova, J. (1982) The evolutionary origins of hormones, neurotransmitters, and other extracellular chemical messengers. *N. Engl. J. Med.* 306:523–527.
- Rozensweig, Z., and Kindler, S. H. (1972) Epinephrine and serotonin activation of adenyl cyclase from *Tetrahymena pyriformis*. *FEBS Lett.* 25:221–223.
- Schally, A., Arimura, A., and Kastin, A. J. (1973) Hypothalamic regulatory hormones. *Science* 179:341–349.
- Sláma, K., and Williams, C. M. (1966) The juvenile hormone. 5. The sensitivity of the bug, *Pyrrhocoris apterus*, to a hormonally active factor in American paperpulp. *Biol. Bull.* 130:235–246.
- Stewart, J., and Li, C. H. (1962) On the use of -trophin or -trophin in connection with anterior pituitary hormones. *Science* 137:336–337.
- Straus, E., and Yalow, R. S. (1979) Cholecystokinin in the brains of obese and nonobese mice. *Science* 203:68–69.
- Sudoh, T., Kangawa, K., Minamino, N., and Matsuo, H. (1988) A new natriuretic peptide in porcine brain. *Nature, Lond.* 332:78–81.
- Sutherland, E. W. (1972) Studies on the mechanism of hormone action. *Science* 177:401–408.
- Sutherland, E. W., Rall, T. W., and Menon, T. (1962) Adenyl cyclase. 1. Distribution, preparation, and properties. *J. Biol. Chem.* 237:1220–1227.
- Tosini, G., and Menaker, M. (1996) Circadian rhythms in cultured mammalian retina. *Science* 272:419–421.
- Weitz, C. J., Faull, K. F., and Goldstein, A. (1987) Synthesis of the skeleton of the morphine molecule by mammalian liver. *Nature, Lond.* 330:674–677.
- Wigglesworth, V. B. (1959) *The Control of Growth and Form: A Study of the Epidermal Cell in an Insect*. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press. 140 pp.
- Yalow, R. S. (1978) Radioimmunoassay: A probe for the fine structure of biologic systems. *Science* 200:1236–1245.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- Adler, N. T. (1981) *Neuroendocrinology of Reproduction: Physiology and Behavior*. New York: Plenum Press. 555 pp.
- American Society of Zoologists (1983) Evolution of endocrine systems in lower vertebrates, a symposium honoring professor Aubrey Gorbman. *Am. Zool.* 23:593–748.
- American Society of Zoologists (1985) Advances in crustacean endocrinology. *Am. Zool.* 25:153–284.
- American Society of Zoologists (1986) Evolution in hormone diversity. *Am. Zool.* 26:923–1054.
- Barrington, E. J. W. (1975) *An Introduction to General and Comparative Endocrinology*, 2d ed. Oxford: Clarendon Press.
- Becker, J. B., Breedlove, S. M., and Crews, D. (eds.) (1992) *Behavioral Endocrinology*. Cambridge, MA: MIT Press. 574 pp.
- Bentley, P. J. (1982) *Comparative Vertebrate Endocrinology*, 2d ed. Cambridge: Cambridge University Press. 485 pp.
- Bloom, F. E. (ed.) (1980) *Peptides: Integrators of Cell and Tissue Function*. New York: Raven Press. 257 pp.
- Chung, S.-H., and Dickenson, A. (1980) Pain, enkephalin and acupuncture. *Nature, Lond.* 283:243–244.

- Ganong, W. F., and Martini, L. (eds.) (1978) *Frontiers in Neuroendocrinology*, vol. 5. New York: Raven Press. 416 pp.
- Gilbert, L. I. (ed.) (1975) *The Juvenile Hormones*. New York: Plenum Press.
- Gorbman, A., Dickhoff, W. W., Vigna, S. R., Clark, N. B., and Ralph, C. L. (1983) *Comparative Endocrinology*. New York: Wiley. 572 pp.
- Greep, R. O., and Astwood, E. B., (eds.) (1972–1976). *Handbook of Physiology*, sect. 7, *Endocrinology*, vols. 1–7. Washington, D.C.: American Physiological Society.
- Hadley, M. E. (1992) *Endocrinology*, 3rd ed. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall. 608 pp.
- Highnam, K. C., and Hill, L. (1977) *The Comparative Endocrinology of the Invertebrates*, 2d ed. Baltimore: University Park Press. 368 pp.
- Höllt, V. (1986) Opioid peptide processing and receptor selectivity. *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.* 26:59–77.
- Imura, H., and Nakai, Y. (1981) “Endorphins” in pituitary and other tissues. *Annu. Rev. Physiol.* 43:265–278.
- Koob, G. F., and Bloom, F. E. (1982) Behavioral effects of neuropeptides. Endorphins and vasopressin. *Annu. Rev. Physiol.* 44:571–582.
- Krieger, D. T. (1983) Brain peptides: What, where and why? *Science* 222:975–985.
- Krieger, D. T., and Martin, J. B. (1981) Brain peptides. 1 and 2. *N. Engl. J. Med.* 304:876–885; 944–951.
- Moore-Ede, M. C., Sulzman, F. M., and Fuller, C. A. (1982) *The Clocks that Time Us: Physiology of the Circadian Timing System*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 448 pp.
- Nijhout, H. F. (1994) *Insect Hormones*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 267 pp.
- Snyder, S. H. (1980) Brain peptides as neurotransmitters. *Science* 209:976–983.
- Sutherland, E. W. (1972) Studies on the mechanism of hormone action. *Science* 177:401–408.
- Thorndyke, M. C., and Goldsworthy, G. J. (eds.) (1988) *Neurohormones in Invertebrates*. Cambridge: Cambridge University Press. 318 pp.
- Treherne, J. E. (ed.) (1980) Neurotransmission, neurotransmitters, and neuromodulators: A discussion meeting organized by E. A. Kravitz and J. E. Treherne, Woods Hole, Mass., April 1980. *J. Exp. Biol.* 89: 1–286.
- Wigglesworth, V. B. (1970) *Insect Hormones*. Edinburgh: Oliver & Boyd. 159 pp.

Nos capítulos iniciais deste livro foram discutidos aspectos do meio ambiente que são importantes aos animais: oxigênio, alimento, temperatura e água. Em seguida, foram abordados os processos fisiológicos e como eles são controlados e integrados por nervos e hormônios.

A questão a ser respondida agora é como os animais obtêm informações acerca de seu meio e como elas são usadas.

Praticamente, todos os animais dependem de informações a respeito do meio que os rodeia; necessitam encontrar alimentos, acasalar e escapar dos predadores, necessitam contornar e também avaliar características ambientais fundamentais – temperatura, luz, oxigênio, etc.

Inicialmente, serão abordados os tipos de informações disponíveis aos animais, depois, como essas informações são recebidas, processadas e transmitidas para o sistema nervoso central.

A maior parte das informações acerca do meio é obtida por meio de órgãos sensoriais especializados. Tradicionalmente, os órgãos dos sentidos são divididos em *exteroceptores*, que respondem a

estímulos provenientes do meio externo, como luz e som, e os *proprioceptores*, que estão voltados para as informações internas, como a posição dos membros. Essa separação não tem muito significado, e na melhor das hipóteses, é apenas uma questão de conveniência.

Uma outra classificação tradicional dos sentidos baseia-se nos cinco sentidos mais evidentes dos seres humanos: visão, audição, paladar, olfato e tato. Na realidade, o equipamento sensorial dos seres humanos não é tão limitado.

Nesse contexto, é irrelevante indagar se as informações conseguem alcançar o sistema nervoso central por outras vias que não sejam os órgãos sensoriais (percepção extra-sensorial, ou PES). Este capítulo trata de quantidades físicas mensuráveis que podem ser reconhecidas, descritas e manipuladas de maneira controlada. Embora alguns mecanismos sensoriais possam ainda ser desconhecidos (como algumas respostas a campos magnéticos), a palavra *extra-sensorial*, por definição, significa o não envolvimento de nenhuma estrutura sensorial.

QUALIDADES SENSORIAIS

A relação dos estímulos externos aos quais pelo menos alguns animais respondem é bastante extensa (Tab. 13.1). As categorias relacionadas não são completamente distintas e a separação é um tanto arbitrária. Entretanto, por conveniência, essa seqüência será seguida na presente discussão acerca das possibilidades e limitações que se aplicam ao uso dos vários tipos de informações disponíveis. As informações, naturalmente, podem ser subdivididas em três categorias principais: energia eletromagnética e térmica, energia e força mecânicas e agentes químicos.

A ampla variedade de estímulos e as enormes diferenças estruturais nos órgãos sensoriais parecem confusas até verificarmos que a seqüência geral de eventos é a mesma para todos (Fig. 13.1). O estímulo externo impinge sobre uma estrutura acessória, que pode ser altamente complexa, como o olho ou a orelha, ou muito mais simples, como os receptores táteis da pele.

Por meio das estruturas acessórias, o estímulo externo atinge um ou mais neurônios sensoriais, que possuem propriedades em comum, mas diferem de um órgão a outro, pois cada tipo é particularmente sensível a um tipo específico de estímulo. Os neurônios sensoriais da retina são altamente sensíveis à luz, os da orelha, a vibrações com freqüências dentro do intervalo que identificamos como “som”, etc. Todavia, todos os neurônios sensoriais respondem da mesma forma; transformam o estímulo em impulsos nervosos que, por meio dos nervos sensoriais apropriados, são transmitidos ao sistema nervoso central.

Deparamo-nos agora com um fato intrigante: os impulsos nervosos transmitidos pelos diferentes nervos sensoriais são todos da mesma natureza fundamental. Por exemplo, o nervo óptico transmite o mesmo tipo de impulso nervoso que o nervo auditivo: ambos transmitem potenciais de ação semelhantes e o sistema nervoso central identifica o tipo de estímulo original.

Se o nervo auditivo for estimulado artificialmente, os impulsos nervosos serão percebidos pelo sistema nervoso central como “som” e a estimulação artificial do nervo óptico será percebida como “luz”. A maioria das pessoas já vivenciou esse tipo de interpretação; sabemos que a pressão mecânica sobre o globo ocular é percebida como luz e que um forte soco no olho faz

TABELA 13.1 Estímulos ambientais significativos na percepção sensorial.*Energia eletromagnética e térmica*

Luz
Radiação infravermelha
Elétrica
Magnética

Energia e força mecânicas

Som e sonar
Tato e vibração
Pressão
Gravidade
Inércia

Agentes químicos

Paladar
Olfato
Umidade

com que vejamos “estrelas”, embora não haja o envolvimento de luz.

Ainda, com relação à seqüência na figura 13.1, dizemos que os neurônios são os *transdutores* que recebem as informações externas e *codificam-nas* como impulsos nos nervos sensoriais.* No sistema nervoso central, os sinais nervosos são novamente *decodificados* e a informação pertinente é integrada e utilizada. Os eventos mais interessantes são, por um lado, a transdução e codificação da informação, e de outro, a decodificação e processamento. Os nervos sensoriais são linhas de transmissão e, nesse contexto, a parte menos interessante do sistema.

* Um *transdutor*, de maneira geral, é um dispositivo que transforma ou “traduz” a energia fornecida sob uma forma em outra diferente. Por exemplo, um microfone é um transdutor que transforma energia sonora em elétrica. Um transdutor necessita, freqüentemente, de um fornecimento auxiliar de energia e, nesse sentido, é estritamente um controlador de energia. Além disso, o sinal que sai encontra-se em um nível de energia mais elevado que aquele que entra. Ou seja, o transdutor é também um amplificador.

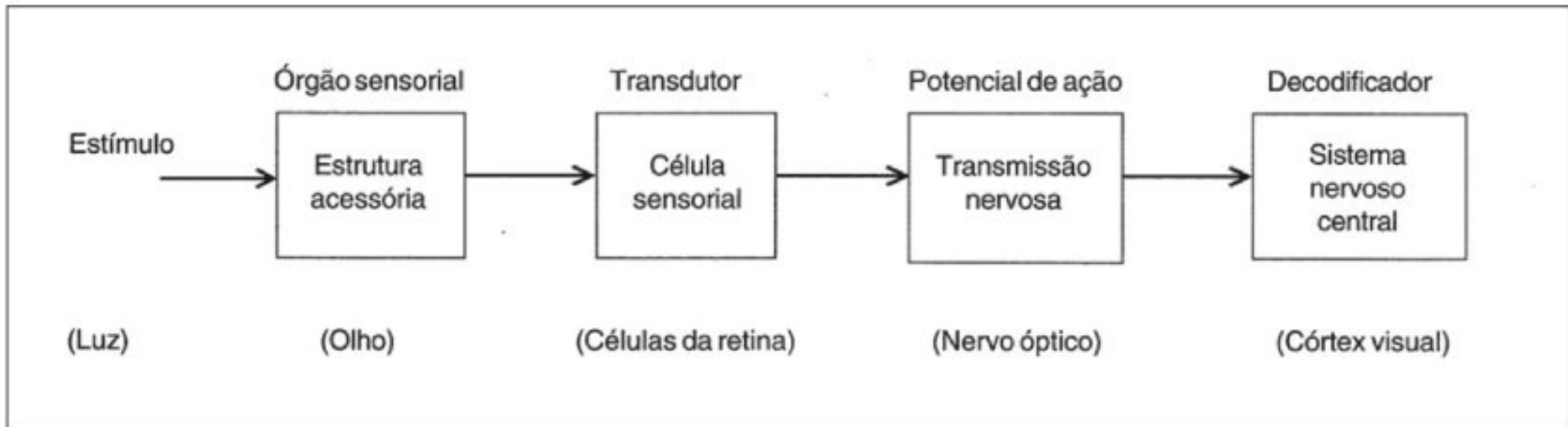


Fig. 13.1 Diagrama simplificado da seqüência de eventos na percepção sensorial. A percepção luminosa é usada como um exemplo, embora em animais superiores ela seja muito mais complexa que o indicado no diagrama.

Neste capítulo, primeiramente, serão considerados os tipos de informações que podem ser obtidas e as possibilidades e limitações inerentes à natureza da informação. A informação sensorial é codificada e transmitida como sinais nervosos e novamente decodificada no sistema nervoso central. O que chama a atenção é que essas várias operações são todas realizadas por células nervosas que funcionam do mesmo modo fundamental, baseado no potencial elétrico através da membrana celular e geração de potenciais de ação.

PRINCÍPIOS GERAIS

Determinação da direção e da distância

A direção da qual é proveniente um estímulo é de suma importância, pois possibilita que um animal movimente-se em direção à fonte do estímulo ou fuja dele, segundo a necessidade. Sem o conhecimento da direção, isso é impossível. A distância é também importante, embora geralmente não sozinha, mas em combinação com as informações acerca da direção. Baseado na natureza do estímulo, há limitações físicas estritas em relação ao que é possível e no que a estrutura acessória pode auxiliar nesse sentido.

O sentido mais direcional é a visão e, para a maioria dos animais, é provavelmente o único sentido mais importante. A razão para a direcionalidade da visão é, evidentemente, devida ao fato dos raios luminosos viajarem em linha reta. Além da informação acerca da localização, a visão fornece informações complementa-

res sobre a natureza dos vários objetos. Embora a visão seja o sentido mais direcional de todos, a informação sobre a direção pode também ser obtida por meio de outros sentidos, mas há certas limitações inevitáveis.

Em princípio, há somente três maneiras por meio das quais a informação direcional pode ser obtida:

1. O órgão sensorial pode ser direcional, significando que deve fornecer sinais diferentes, quer esteja orientado ou não em direção à fonte do estímulo, como fazem os olhos.
2. Os sinais obtidos a partir de um par de órgãos sensoriais similares podem ser comparados. A informação direcional acerca do som é obtida desta maneira, pelo uso de duas orelhas, embora o órgão auditivo propriamente dito não seja muito direcional.
3. Os sinais podem ser comparados no tempo e espaço; isso é conseguido pela avaliação sucessiva das condições, em uma série de pontos no espaço.

As informações sobre distância são mais difíceis de serem obtidas. Novamente, a visão é superior, e com o auxílio dos dois olhos e as diferenças nas imagens que recebem, a distância pode ser avaliada. A maior parte dos outros órgãos sensoriais pode apenas fornecer uma estimativa aproximada da distância, baseada na atenuação dos sinais. Determinados mecanismos auditivos podem, contudo, ser usados para informações extremamente precisas acerca da distância, assim como da direção, como será discutido mais adiante.

SENTIDOS QUÍMICOS: PALADAR E OLFATO

Alguns dos sentidos químicos são encontrados em todos os fitos animais; mesmo organismos muito simples, inclusive protozoários, reagem a estímulos químicos. Evidentemente, é de interesse para uma ameba se uma partícula é digerível ou não e, portanto, se deve ser ingerida. Mas para isso são necessárias pistas químicas. Entretanto, os animais mais simples não possuem órgãos sensoriais químicos distintos, os quais são mais desenvolvidos em vertebrados e artrópodos.

Os sentidos químicos não podem ser usados para explorar o meio, como são usados a luz e o som, pois os compostos químicos devem primeiro atingir o órgão sensorial do animal, por difusão ou movimento de massa do meio. A luz tem, para fins fisiológicos, a qualidade de chegada instantânea, e o som chega muito rapidamente, porém, com um atraso que traz consigo informações valiosas (como na audição direcional e localização por ressonância). As limitações no uso dos sentidos químicos são muito mais severas, e informações detalhadas são, em geral, obtidas apenas durante períodos prolongados, freqüentemente em combinação com o deslocamento do animal.

As informações mais úteis obtidas com os sentidos químicos dizem respeito à procura de alimento ou parceiros e localização de inimigos. Os sentidos químicos são úteis principalmente como dispositivos de alerta ou advertência, possibilitando a concentração de esforços pelos outros sentidos.

A presença de um sentido químico em animais com menor nível de organização é facilmente demonstrada pela observação do comportamento deles. Entretanto, praticamente todas as informações acerca dos mecanismos fisiológicos em órgãos quimiorreceptores foi obtida a partir de artrópodos e vertebrados. A razão para tal é que os órgãos quimiorreceptores nesses animais formam estruturas distintas que, especialmente em insetos, são facilmente acessíveis e eminentemente adequadas para estudos eletrofisiológicos.

Para um ser humano, o sentido do paladar se refere a materiais em contato com a boca; o olfato refere-se a substâncias gasosas que atingem o nariz pelo ar. A separação é altamente subjetiva, pois, quando se fala sobre o “gosto” do alimento, parte da informação é obtida pelo nariz.* Quando se estende o uso de termos paladar

e olfato para outros vertebrados de respiração aérea, a analogia é justificada, pois seus órgãos dos sentidos apresentam muitas semelhanças com os dos seres humanos.

Para animais aquáticos, não faz sentido uma distinção entre paladar e olfato. Por exemplo, alguns peixes têm sentidos químicos que apresentam uma inacreditável acuidade, mas, pode-se afirmar que “degustam” ou “cheiram” a água? Na linguagem comum, é muitas vezes conveniente utilizar o termo olfato para objetos à distância e paladar para materiais em contato direto com o animal, particularmente com a boca. Entretanto, um bagre possui quimiorreceptores sensíveis localizados em todo o corpo e é natural chamá-los de papilas gustativas (Fig. 13.2).

Os quimiorreceptores dos peixes são altamente sensíveis a aminoácidos, que indubitavelmente são importantes na busca de alimento. Testes eletrofisiológicos das respostas dos quimiorreceptores nas barbelas do bagre do canal (*Ictalurus punctatus*) revelam uma sensibilidade diferente para diferentes aminoácidos, com concentrações limiares estimadas entre 10^{-9} e 10^{-11} mols por litro (1 a 100 g por litro). Esses são os limiares eletrofisiológicos mais baixos para o paladar registrados em vertebrados (Caprio, 1977). Os seres humanos dificilmente conseguem imaginar o significado dessas diluições. Para atingir uma concentração de 10^{-10} mols por litro, seria necessário dissolver não mais que 23 mg de alanina em uma piscina olímpica, ou menos de um centésimo de uma colher de chá cheia.

Tal sensibilidade elevada não é encontrada apenas nos peixes; a lagosta espinhosa, *Panulirus*, é especialmente sensível ao aminoácido taurina, que é comum em muitos animais marinhos (Fuzessery e cols., 1978). Seu limiar de sensibilidade para a taurina está em torno de 10^{-10} molar, ou o mesmo que dissolver 33 mg deste aminoácido em uma piscina olímpica. Note que uma piscina olímpica tem 2.600 m³ e esta quantidade de água do mar contém em torno de 92 toneladas de

* Há mais qualidades de paladar que o doce, amargo, salgado e azedo, popularizados como os únicos gostos percebidos na boca. Além disso, a textura do alimento é também uma qualidade importante no “paladar”; se alimentos familiares forem homogeneizados, muitas vezes fica difícil reconhecê-los.

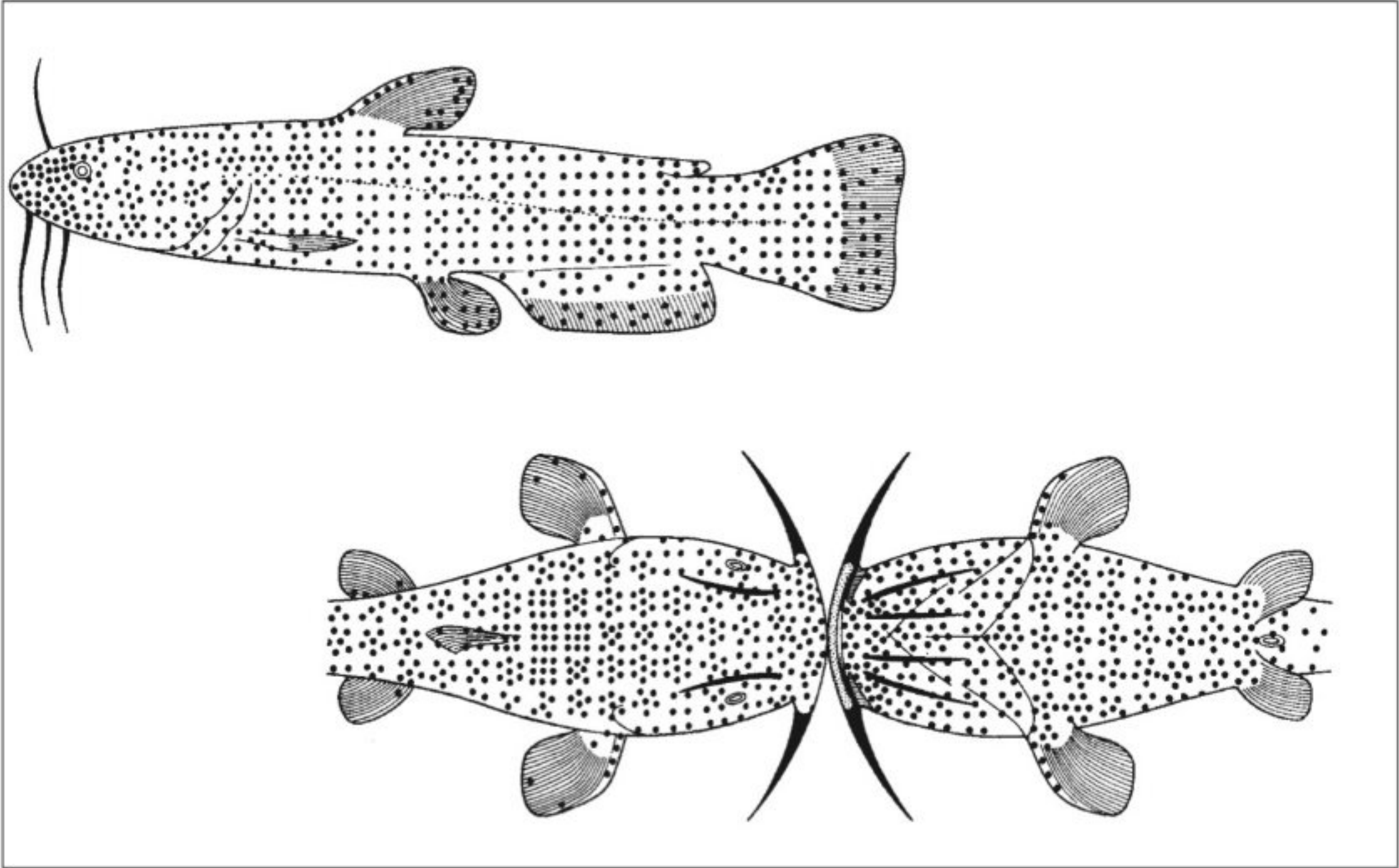


Fig. 13.2 O bagre tem papilas gustativas distribuídas por todo o corpo. Cada ponto preto representa 100 papilas gustativas. As concentrações maiores nos lábios e barbelas estão indicadas, respectivamente, por pequenos pontos e linhas negras. Acima, vista lateral; abaixo, vistas dorsal (à esquerda) e ventral (à direita). (Atema, 1971.)

cloreto de sódio e outros sais. É difícil imaginar que alguns poucos miligramas de taurina possam ainda ser detectados pelo equipamento sensorial de uma lagosta espinhosa, na presença dessa imensa quantidade de sal.

Animais de respiração aérea

O paladar e o olfato podem ser separados segundo o meio que carrega o estímulo químico e admitamos que o meio de transferência para o paladar seja a água e para o olfato, o ar. Pode-se afirmar, então, que os receptores gustativos e olfativos em insetos são estruturas distintamente separadas. Elas podem estar localizadas em quase todas as partes – porções da boca, antenas e pés. Os órgãos gustativos são, geralmente, cerdas ou pêlos, com uma fração de milímetro de comprimento, abertos na extremidade, e com um ou mais neurônios sensoriais na base. Os órgãos olfativos podem ser do

tipo pêlo ou cerda, ou consistir de cavilhas ou orifícios de paredes finas, com formatos e contornos que variam amplamente.

Os órgãos gustativos geralmente necessitam que as moléculas estimuladoras estejam em concentrações mais elevadas que os receptores olfativos. Esses últimos são, em alguns casos, inacreditavelmente sensíveis a moléculas odoríferas específicas, as quais são importantes na localização de alimentos, presas e parceiros.

As substâncias usadas para encontrar outros indivíduos da mesma espécie, assim como para uma variedade de atividades de comunicação social em insetos coloniais, são denominados *feromônios* (do grego, *pherein* = carregar). Eles constituem uma linguagem química que é de grande importância para deixar rastros, reconhecer indivíduos da mesma ninhada, indicar a localização de uma fonte de alimento e assim por diante.



CABEÇA DA FORMIGA. Cabeça de uma pequena formiga ceifeira, *Pheidole bicarinata*. Os muitos pêlos na cabeça, tórax e pernas possivelmente são órgãos sensoriais, mas não se sabe quais são quimiorreceptores e quais são mecanorreceptores. A estrutura saliente no centro da cabeça é o olho composto. O comprimento total do corpo da formiga é de 1,3 mm. (Cortesia de Diana Wheeler, Universidade do Arizona.)

Paladar e olfato de insetos

Os pêlos sensoriais nas probóscides de uma mosca-varejeira (*Phormia regina*) é um excelente modelo. Cortando-se a cabeça da mosca e conectando-a a uma micropipeta fina, preenchida com solução salina, tem-se uma maneira de fixá-la, assim como criar uma conexão elétrica com o seu interior. A atividade elétrica de um pêlo sensorial pode ser registrada introduzindo-se um microeletrodo através da parede do mesmo, a uma certa distância da sua extremidade. Um minúsculo tubo de vidro preenchido com uma solução a ser testada, pode, então, com o auxílio de um micromanipulador, entrar em contato com a extremidade aberta do pêlo, e se a solução contiver o estimulante apropriado, o microeletrodo registrará a atividade elétrica gerada (Morita e Yamashita, 1959).

Um *pêlo gustativo* típico (Fig. 13.3) pode ter cinco neurônios sensoriais na sua base. Um deles é sempre um mecanorreceptor sensível à inclinação do pêlo; dos restantes, um é geralmente sensível a açúcar, um à água, e um ou dois a sais e vários outros compostos (Hodgson, 1961). A partir do registro direto junto ao pêlo gustativo, é possível determinar quais substâncias estimulam o receptor e qual a concentração necessária para tal.

Os receptores olfativos estão, freqüentemente, mas nem sempre, localizados nas antenas. É bastante conhecida a capacidade de algumas mariposas do sexo masculino de localizar fêmeas da mesma espécie, mesmo a uma distância de vários quilômetros. A fêmea libera uma substância de atração sexual, que é espalhada a favor do vento, formando um rastro como a fumaça de uma chaminé. O macho possui antenas gigantes cuja função primordial é sentir essa substância em concentrações extremamente diluídas (Fig. 13.4).

Na mariposa do sexo masculino (*Telea polyphemus*), cada antena apresenta cerca de 70.000 órgãos sensoriais, com aproximadamente 150.000 células sensoriais. A fêmea, por outro lado, possui antenas muito menores, cada uma com apenas cerca de 14.000 órgãos sensoriais e 35.000 células sensoriais (Boeckh e col., 1960). Aproximadamente, dois terços das células receptoras do macho são especializadas para a percepção da substância de atração sexual da fêmea. O formato das antenas faz com que elas funcionem como peneiras, literalmente peneirando o ar em busca das moléculas apropriadas. Demonstrou-se, com o auxílio da substância de atração sexual marcada radiativamente, que mais de 25% das moléculas dessa substância que passam pela

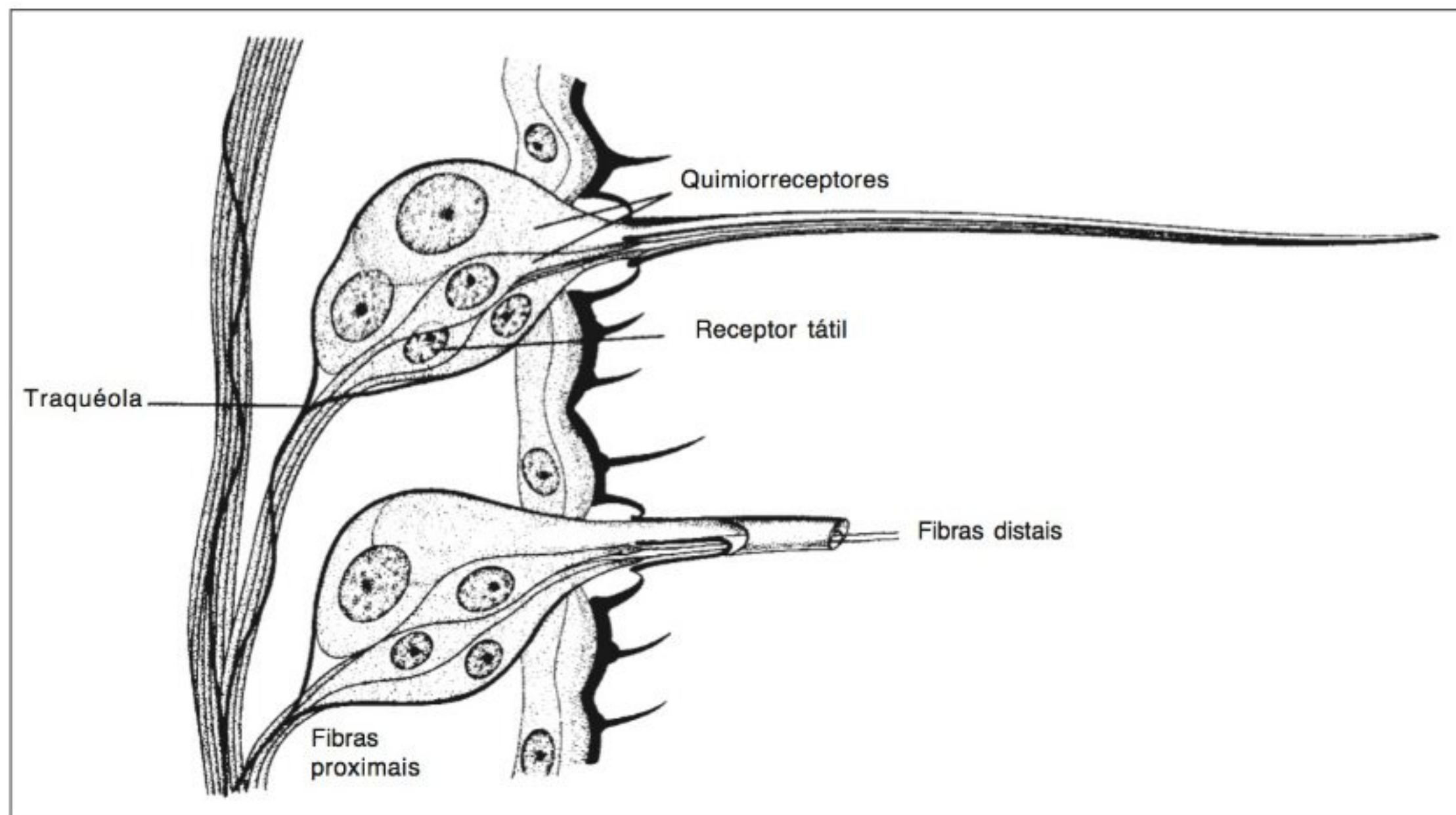


Fig. 13.3 A probóscide da mosca-varejeira possui um grande número de pêlos sensoriais; eles são capazes de perceber várias substâncias químicas e, portanto, são receptores gustativos. Na base do pêlo oco existem vários neurônios sensoriais, cada um com um certo grau de especialização em relação aos compostos aos quais respondem. Um deles é sempre um receptor tátil.

corrente de ar através das antenas são absorvidas (Schneider e col., 1968).

Experimentos com mariposas da seda do sexo masculino (*Bombyx*) forneceram uma estimativa da quantidade de moléculas que são necessárias para causar uma reação nesse animal. O macho reage, se o ar contiver uma molécula da substância de atração sexual para cada 10^{-15} moléculas de ar e circular a uma velocidade de 60 cm por segundo, por um tempo total de 2 segundos. O número de moléculas que atinge as antenas corresponde, aproximadamente, a um nível onde cada um dos 10.000 receptores recebe no máximo uma molécula da substância de atração, durante os 2 segundos (Schneider, 1969).

Uma mariposa macho que percebe uma fêmea a uma distância de vários quilômetros, possivelmente, não é capaz de fazer uso dos gradientes de concentração no ar para descobrir a direção na qual pode encontrar a fêmea. O comportamento típico do macho é alçar vôo contra o sentido do vento e, assim, encontrar a direção

correta. Ele segue, então, o rastro aéreo da substância de atração, realizando um vôo característico em ziguezague ao longo do rastro.

Os animais que seguem uma trilha odorífera normalmente ziguezagueiam; quando a ultrapassam e a perdem, tendem a virar-se na direção oposta para novamente retornar a ela. Ao saírem da trilha, automaticamente são trazidos de volta a ela, de modo que o caminho se torna uma travessia sinuosa. Quando tiverem atingido as proximidades do local almejado, a localização final pode ser feita com o auxílio de gradientes de concentração.

A localização da origem de um sinal químico (tal como a substância de atração sexual), a grandes distâncias, requer uma molécula que seja duradoura e relativamente estável. Para substâncias de alarme, que devem agir de forma breve e em uma área localizada, a molécula deve ser relativamente instável, para evitar efeitos residuais duradouros que causariam confusão. Quando a substância odorífera é instável e decai rapi-

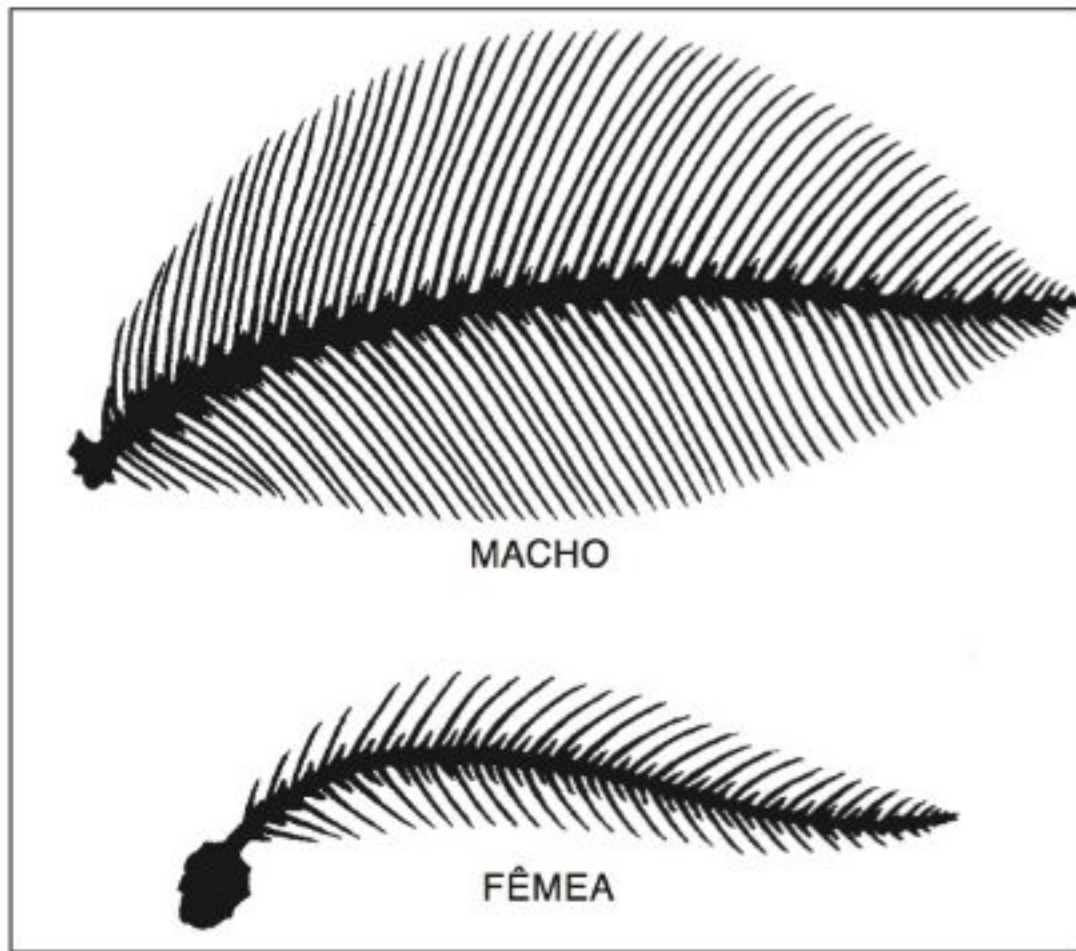


Fig. 13.4 As grandes antenas da mariposa macho (*Teia polyphemus*) são órgãos sensoriais altamente sensíveis à substância de atração sexual da mariposa fêmea. O formato delas serve para que ocorra contato com o maior volume de ar possível.

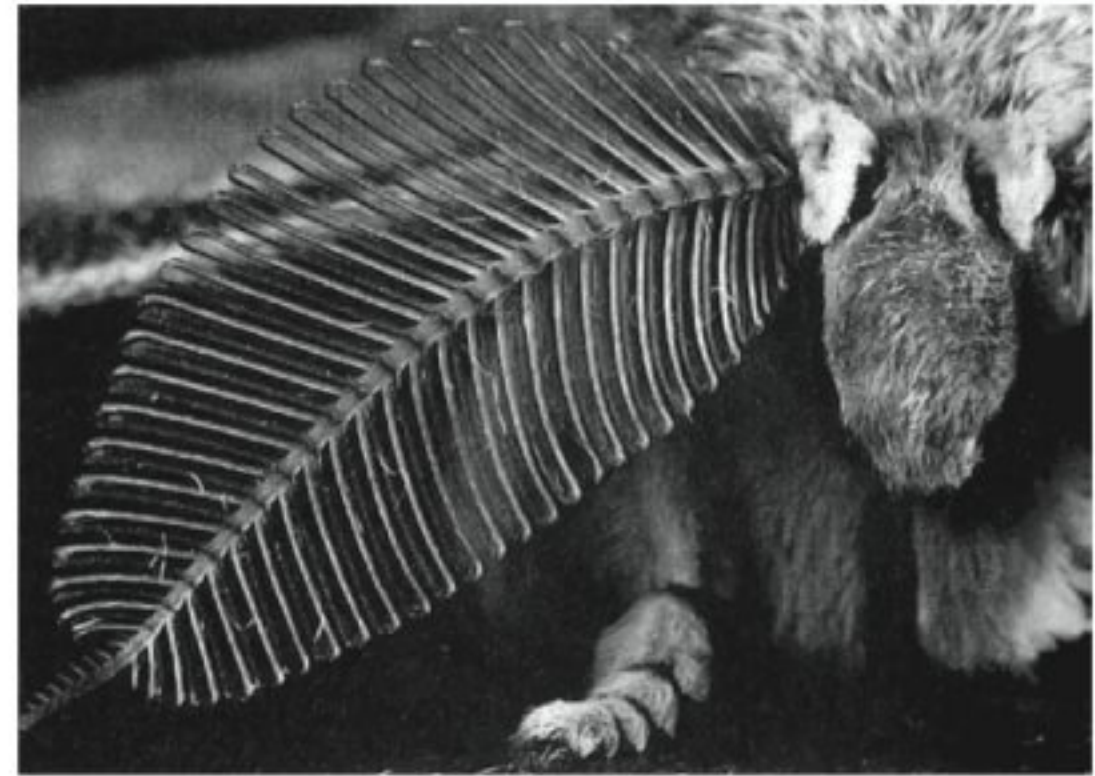
damente, causa gradientes bastante acentuados nas adjacências da fonte, facilitando, conseqüentemente, sua identificação.

VIBRAÇÃO E SOM

Na tentativa de definir som, facilmente se chega a uma explicação circular. É conhecido que o som consiste de ondas regulares de compressão que são percebidas pelos ouvidos; logo, um ouvido pode ser definido como um órgão sensível ao som. Entretanto, ondas de compressão podem ser transmitidas no ar, água e sólidos, e a palavra “ouvir” não pode estar restrita somente à percepção no ar.

Para os seres humanos, o som é muito importante e constitui o principal canal de comunicação; porém, para alguns animais, outros tipos de perturbações mecânicas são os canais primordiais de informação sensorial.

Alguns exemplos serão suficientes. As cobras possuem dois sistemas sensoriais que respondem ao som transmitido no ar e à vibração do substrato. O sistema auditivo delas não é muito sensível ao som, porém, a sensibilidade à vibração da cabeça é surpreendente; Hartline



MARIPOSA ANTHERAEA As grandes antenas da mariposa macho (*Antheraea pernyi*) são utilizadas na localização da fêmea da mesma espécie, por meio da substância de atração sexual por ela liberada. (Cortesia de Muriel V. Williams, Harvard University.)

demonstrou que, à frequência ótima, uma amplitude total de 0,1 nm encontra-se acima do limiar (Hartline, 1971).

Um outro sistema altamente sensível é a linha lateral dos peixes. Em um cardume de peixes, os movimentos individuais são extremamente bem coordenados e, para um observador humano, parecem quase que perfeitamente sincronizados. Nos cardumes, em geral, os peixes nadam a um ritmo constante e mantêm distâncias individuais características. O cardume como um todo executa manobras complicadas que requerem reações individuais extremamente rápidas a alterações da velocidade e da direção dos vizinhos. Para o controle da velocidade de natação e direção do curso dos peixes vizinhos são utilizados os mecanorreceptores da linha lateral. Se um peixe for vendado, ele ainda será capaz de acompanhar as modificações de velocidade de seus companheiros, apresentando uma correlação tão elevada quanto a dos controles. Entretanto, a secção dos nervos da linha lateral torna o peixe incapaz de reagir normalmente aos estímulos de seus vizinhos (Partridge e Pitcher, 1980).

Os peixes não são exclusivos na sua sensibilidade a movimentos mínimos da água; um sistema equivalente à linha lateral do peixe é encontrado em algumas lulas e sibas. Estes cefalópodes possuem fileiras de células

ciliadas em seus braços e cabeças, que são os análogos, nos invertebrados, dos campos mecanorreceptivos dos peixes. Os registros eletrofisiológicos mostram que estas linhas respondem aos movimentos locais da água, com potenciais receptores que de muitas formas se assemelham aos potenciais da linha lateral de um peixe. A sensibilidade da linha cefálica da lula é extremamente alta; em frequências de 75 a 100 Hz (ciclos por segundo), o limiar inferior na superfície da pele chega a apenas $0,2 \mu\text{m}$ entre um pico e outro do deslocamento de água (Budelmann e Bleckmann, 1988).

Do ponto de vista evolutivo, a habilidade da lula bem como dos peixes de sentir os movimentos mínimos da água pode ser esperada. As lulas competem avidamente com os peixes em busca de alimentos, e é razoável que elas tenham desenvolvido sistemas sensoriais similarmente sofisticados. Os cefalópodes possuem olhos altamente desenvolvidos, que evoluíram independentemente dos olhos dos vertebrados e, como já foi visto, apresentam um sistema que tem uma sensibilidade apurada aos movimentos da água e que, obviamente, funciona como os seus correspondentes no peixe.

Evidentemente, a sensibilidade aos movimentos da água é muito disseminada. Por exemplo, o inseto aquático *Gerris remigis* usa sinais mecânicos da água para a discriminação entre os sexos. Os machos desta espécie conseguem produzir sinais ondulatórios na superfície da água a uma frequência de cerca de 90 Hz (hertz = ciclos por segundo). Esses sinais atraem fêmeas receptivas. As ondas produzidas pelo macho podem ser reproduzidas, fixando-se um pequeno ímã na pata da fêmea. Por meio de um campo magnético oscilatório, pode-se fazer com que a pata dianteira oscile verticalmente, produzindo ondas com frequência e amplitude características dos machos.

Se um macho vendado aproximar-se de uma fêmea com um ímã inativo, ele irá agarrá-la e rapidamente se acasalará com ela. Se o campo magnético for ativado, ele a tratará como um macho. Se o campo magnético for ativado somente depois que ele a agarrar, mas antes de ocorrer a cópula, ele imediatamente permitirá que a fêmea se vá, aparentemente acreditando ter cometido um engano homossexual (Wilcox, 1979).

As ondas de superfície são também usadas por peixes para estabelecer a direção e a distância em relação à presa, tal como um inseto que se debate ao pousar acidentalmente sobre a superfície da água (Bleckman e Schwartz,

1982). A rã, do gênero *Xenopus*, consegue aprender rapidamente a responder às ondas de superfície, entre 5 e 30 Hz, e a discriminar frequências, se forem adequadamente recompensadas ou levemente punidas. O *Xenopus* consegue aprender com rapidez não somente a discriminar frequências, mas também a lembrar a frequência exata usada durante o treinamento de reforço. Tal condição é um equivalente aquático do tom absoluto da audição humana (Elepfhandt, 1986).

Ao descrever a audição humana, não encontramos grandes dificuldades conceituais. Os ouvidos humanos são sensíveis a ondas regulares de compressão no ar, a um intervalo de cerca de 40 a 20.000 Hz. Entretanto, um cachorro consegue perceber frequências maiores, que são completamente inaudíveis aos seres humanos, entre 30.000 a 40.000 Hz. Os morcegos conseguem perceber frequências de até 100.000 Hz e, ainda assim, tal condição é considerada como audição. Há duas razões para que isso ocorra; uma delas é que esses animais possuem ouvidos muito semelhantes aos dos seres humanos e o outro é que o intervalo de frequências percebido é contínuo. O ouvido humano é estruturado de tal forma que é insensível às altas frequências audíveis por muitos outros animais.

Entretanto, sabe-se que ondas de compressão, a frequências abaixo do que se considera como som, podem muitas vezes ser percebidas como vibração (isto é, ainda percebemos frequências abaixo daquelas consideradas audíveis).

Quando um peixe percebe passos na beira da água, isso é considerado audição? A vibração dos passos é transmitida pelo solo e pela água, e essas vibrações a uma baixa frequência são, provavelmente, percebidas pelos órgãos sensoriais na linha lateral, ao invés das orelhas. É então correto dizer que os peixes “ouvem” ou “sentem” os passos que se aproximam? De um modo geral, tende-se a considerar audição quando os animais têm órgãos especialmente desenvolvidos para tal, os quais são sensíveis ao que se considera como sendo som, porém, evidentemente, essa não é uma boa maneira de definir audição.

A definição de audição torna-se muito mais difícil em relação aos animais invertebrados, nos quais os órgãos responsáveis pela percepção de vibrações são muito diferentes do ouvido de vertebrados e, em muitos casos, esses órgãos ainda não foram identificados.

Que tipos de informações podem ser obtidas a partir das ondas sonoras? Os seres humanos conseguem

perceber ondas sonoras e os seus padrões temporais, determinar a intensidade sonora, distinguir frequências diferentes (tons), realizar análises muito complexas de frequências e também são capazes de determinar a direção da qual o som é proveniente. Até certo ponto, pode-se também obter uma idéia aproximada da distância, a partir da potência e qualidade de sons familiares.

Não obstante, deve-se ter em mente que os órgãos sensoriais dos animais diferem daqueles dos seres humanos, existindo possibilidades de discriminação que não são intuitivamente óbvias. Por exemplo, o bacalhau consegue determinar a direção de uma fonte sonora sem ambigüidade. A direção é obtida pelos otólitos do ouvido, que apresentam uma resposta fortemente direcional a movimentos oscilatórios. Além disso, esse peixe aparentemente consegue obter também informações acerca da distância em relação à fonte sonora, fornecida pela diferença de fase entre a aceleração das partículas e a pressão sonora, uma impossibilidade aos ouvidos humanos (Schuijf and Hawkins, 1983).

Alguns animais fazem uso de sons gerados por eles próprios para a obtenção de informações detalhadas a respeito da estrutura física do meio ambiente.

A complexidade da análise de frequências que pode ser realizada pelos seres humanos é surpreendente se for considerado que aquilo que ouvimos é basicamente nada mais do que uma pequenina movimentação de vaivém do tímpano. Apesar dessa simplicidade física fundamental, o ouvido musical médio consegue distinguir instrumentos individuais em uma orquestra com um grande número de instrumentos tocados simultaneamente.

Os insetos conseguem produzir e perceber uma ampla variedade de sons, que são usados intensamente na comunicação, geralmente com o sexo oposto. Os órgãos auditivos dos insetos variam muito em termos estruturais e podem estar localizados em várias partes do corpo. Aparentemente, os órgãos auditivos desses animais não são sensíveis aos tons da maneira como o ouvido humano o é; ao contrário, as informações são transmitidas principalmente como alterações na intensidade, duração e padrão do som.

Os registros sonoros produzidos pelos insetos machos para atrair as fêmeas podem ser escutados com tamanha distorção de frequência que são irreconhecíveis aos ouvidos humanos e, ainda assim, atraem os insetos fêmeas. As informações significativas parecem ser trans-

mitidas no padrão de pulsos, não na qualidade dos tons ou timbres. O padrão sonoro dos insetos é relativamente fixo e altamente específico para as espécies, pois não seria muito útil para um macho atrair fêmeas de espécies diferentes.

O ouvido humano é inerentemente inadequado para perceber os aspectos importantes do som de insetos. Entretanto, com a disponibilidade de equipamentos eletrônicos para registro e análise, o padrão sonoro dos insetos pode ser transcrito em padrões visuais, que são melhor entendidos e podem ser avaliados de modo mais inteligente.

Informação direcional

A determinação da direção do som depende principalmente da existência de dois ouvidos separados no espaço. Algumas informações são derivadas do fato de que os sinais que chegam aos ouvidos, geralmente, diferem em intensidade, porém, mais importante é a diferença no tempo de chegada do som proveniente de uma determinada fonte.

Para um sinal complexo, a interpretação da direção pode ser realizada por meio de uma comparação simultânea de intensidade, espectro de frequência, fase e tempo de chegada dos sinais aos dois ouvidos. As comparações devem ser feitas pelo sistema nervoso central, que deve também ser capaz de isolar um sinal importante de outros ruídos ambientais (Erulkar, 1972).

Os seres humanos não conseguem localizar os sons de modo tão preciso como, por exemplo, predadores que normalmente se movem no escuro, como gatos ou corujas. A coruja do celeiro, por exemplo, consegue localizar a presa na escuridão total, utilizando apenas o sentido auditivo, com um erro de menos de 1°, nos planos horizontal e vertical. Para tal localização acurada da fonte sonora, a coruja depende de frequências em torno de 5.000 Hz, que são mais direcionais que frequências mais baixas (Payne, 1971).

Sonar

As corujas fazem uso de sons provenientes da presa para determinar a localização dessa, mas alguns vertebrados obtêm informações a partir de reflexões fracas ou ecos de sons produzidos por eles próprios. Essa *localização por ressonância* ou *sonar animal* é particularmente bem desenvolvida em morcegos, mas também está presente em baleias, golfinhos, musaranhos e algumas aves.

Há muito é sabido que morcegos podem voar livre-

mente em um ambiente completamente escuro, não fazendo diferença se seus olhos pouco desenvolvidos estejam cobertos ou não. Esse enigma foi solucionado na década de 1940 por Donald Griffin, um estudante de pós-graduação na Harvard University.

Um dos mais bem estudados morcegos é o grande morcego marrom (*Eptesicus fuscus*). À medida que ele circula no escuro, emite pulsos sonoros que são inaudíveis ao homem, pois têm frequências entre 25.000 e 50.000 Hz. Cada pulso ou estalido tem duração de cerca de 10 ou 15 ms e pode ser emitido a uma taxa de cinco estalidos por segundo. O morcego obtém informações acerca do ambiente a partir da reflexão sonora, sendo capaz de evitar todos os tipos de obstáculos. Em cativeiro, pode até mesmo voar entre arames, amarrados ao longo do compartimento em que se encontra.

Se o morcego se aproximar de um objeto particularmente “interessante”, como um inseto voador, o número de estalidos aumentará e a duração deles será diminuída, de modo que a taxa poderá ser de até 200 estalidos por segundo, cada um com duração de menos de 1 ms.

Uma vantagem do uso de um som de alta frequência (curto comprimento de onda) é que a precisão direcional é muito melhor que a de um som de baixa frequência, que se espalha amplamente e resulta em reflexões difusas inadequadas para a localização precisa dos objetos. Além disso, a fim de que as ondas sonoras sejam refletidas, um objeto necessita estar acima de certas dimensões em relação ao comprimento de onda. Quanto menor for o comprimento de onda, menor será a dimensão do objeto que proporciona uma reflexão distinta; portanto, as maiores frequências permitem a detecção dos menores objetos.

A habilidade impressionante do morcego de esquivar-se de arames finos pode ser testada em um amplo compartimento, onde o animal pode voar de um lado a outro. Se o centro desse compartimento for dividido por arames verticais, espaçados em 30 cm, um morcego que voar sem informações acerca desses arames, terá uma chance aleatória de 35% de não atingir o arame. Os arames de alguns milímetros de diâmetro são contornados, mas, se o diâmetro for reduzido a menos de 0,3 mm, o morcego colidirá ou tocará nos arames com maior frequência. Se os arames forem muito finos, 0,07 mm, o número de colisões ou toques aumentará e o número de acertos diminuirá ao valor casual de 35%, o mesmo valor obtido em experimentos com morcegos que temporariamente ficaram surdos, pela oclusão de seus ouvidos (Fig. 13.5).

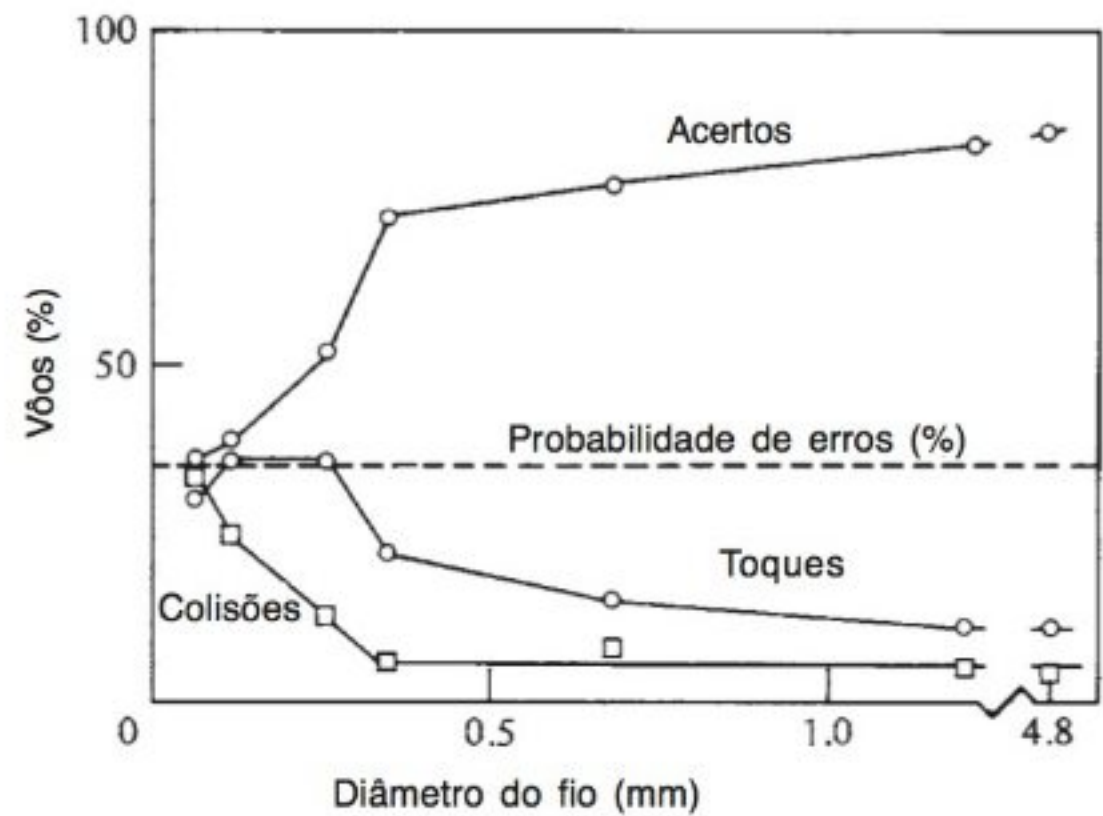


Fig. 13.5 Desvio de obstáculos pelo pequeno morcego marrom (*Myotis lucifugus*), ao voar no escuro, por entre uma fileira de arames verticais, espaçados em 30 cm. A probabilidade estatística de ele se esquivar dos fios foi de 35%. A habilidade de desviar dos arames deteriorou-se quando o diâmetro deles foi reduzido a menos de 0,3 mm (Griffin, 1958).

O menor comprimento de onda empregado pelo pequeno morcego marrom, que foi utilizado nesses experimentos, é de cerca de 3 mm (100.000 Hz). Isso significa que ele detecta objetos com diâmetros de não mais que 0,1 comprimento de onda.

Naturalmente, a orientação acústica é especialmente útil para animais que são ativos no escuro, mas também é importante em águas profundas e escuras. Os golfinhos e as baleias fazem uso de reflexões acústicas para evitar a colisão com objetos e o fundo do oceano, bem como para a busca de alimento. Quando nadam em oceano aberto, há poucos obstáculos, mas à noite e em águas profundas, onde pouca ou nenhuma luz penetra, o sonar ajuda-os a evitar colisões com o fundo. É, evidentemente, de grande valia ser capaz de localizar o alimento no escuro ou quando a visibilidade é baixa.

A maneira como os golfinhos utilizam as informações acústicas foi testada em animais de cativeiro. Um golfinho treinado consegue encontrar em segundos um peixe morto jogado na água, estando do lado oposto do tanque, mesmo que a água esteja tão turva que uma pessoa não consiga enxergar o peixe. Se um painel de plástico transparente for usado para bloquear sua passagem, o golfinho imediatamente conseguirá encontrar

uma abertura, através da qual nadará, sem hesitação (Norris e col., 1961).

Uma espécie particular, o golfinho fluvial cego dos rios Ganges e Indo, é especialmente interessante. Normalmente, nada de lado, provavelmente uma adaptação útil porque o movimento para cima e para baixo normal da cauda dos golfinhos poderia ser impraticável para um animal que passa a maior parte do seu tempo muito próximo ao fundo do rio. Nas águas escuras do rio, a visão é de pouca ou nenhuma utilidade, e as pistas acústicas parecem fornecer todas as informações necessárias acerca do meio circundante. Os olhos desses golfinhos são rudimentares e desprovidos de cristalino e, na melhor das hipóteses, poderiam servir como detectores de luz.

Outros mamíferos que fazem uso da orientação acústica ou da localização por reflexão sonora são os musaranhos, que utilizam pulsos sonoros de curta duração e de alta frequência (mais de 50.000 Hz) (Gould e col., 1964).

Pelo menos duas espécies de aves fazem uso da localização por reflexão sonora: os guacharos (*Steatornis*) da América do Sul e os andorinhões de caverna (*Collocalia*) do Sudeste asiático. São animais que não têm parentesco, mas ambos vivem e procriam em cavernas profundas. Os mais bem conhecidos são os guacharos, que conseguem voar livremente em cavernas escuras, sem colidir com as paredes ou outros obstáculos. Utilizam um sistema de sonar, semelhante ao dos morcegos, exceto que seus sons têm uma frequência de apenas 7.000 Hz. Portanto, são completamente audíveis ao homem, e seus sons foram descritos como algo parecido com as batidas de uma máquina de escrever. Se os ouvidos dessas aves forem ocluídos elas perderão o senso de orientação no escuro, porém, poderão ainda voar em um ambiente iluminado, evidentemente utilizando os olhos para se orientarem (Griffin, 1953, 1954).

Infra-som

A localização por meio da reflexão sonora depende de frequências compreendidas no intervalo audível ao ser humano, ou muito mais altas. E as frequências abaixo do que é chamado de som, o denominado infra-som?

O infra-som é, claramente, importante para muitos animais. Por exemplo, os pombos correios conseguem detectar frequências sonoras extremamente baixas, de

até 0,05 Hz. Como 1 Hz é um ciclo por segundo, 0,05 Hz corresponde a um ciclo a cada 20 segundos. A resposta sensorial pode estar relacionada à estrutura do ouvido, porque a remoção cirúrgica das estruturas dos ouvidos médio e interno reduz ou suprime a resposta ao infra-som (Kreithen e Quine, 1979).

A sensibilidade ao infra-som pode ser muito importante para as aves, pois infra-sons naturais são originários de muitas fontes, incluindo tempestades com trovoadas, terremotos, rajadas de ventos e ventanias em cordilheiras. A atenuação do som está inversamente relacionada ao quadrado do comprimento de onda. Portanto, os infra-sons podem ser transmitidos a longas distâncias e detectados a centenas ou até milhares de quilômetros da origem destes.

O limiar para a detecção de sons de baixas frequências por pombos correios é mostrado na figura 13.6, que também apresenta os limiares mais elevados para os seres humanos. A área sombreada indica a intensidade de muitos infra-sons de ocorrência natural, bem acima do limiar de detecção dos pombos, mas bem abaixo do que é percebido pelos seres humanos. A diferença entre as duas retas é em torno de 30 ou 40 dB (decibéis), ou uma diferença de 1.000 a 10.000 vezes na intensidade sonora.

Podemos indagar se essa sensibilidade inesperada ao infra-som é um componente do sistema de navegação altamente complexo dos pombos-correios. Poderiam os infra-sons provenientes, por exemplo, de ventos fortes em uma cordilheira fornecer informações geográficas úteis? A direção do som não pode ser obtida ao se comparar a mudança de fase ou tempo de chegada de sinais recebidos pelos dois ouvidos, pois tratam-se de comprimentos de onda de várias centenas de metros.

Entretanto, uma ave voando, poderia utilizar as diferenças na variação do efeito Doppler da frequência do infra-som, causadas por sua própria velocidade de vôo, se voasse em direção à fonte do infra-som e se afastasse dela em seguida. Um pombo voando a 20 m por segundo, consegue criar até 12% de variação na frequência. Como o seu limiar para a detecção é de 7% a 1 Hz, tal variação é totalmente adequada para permitir que o pombo determine direções (Quine e Kreithen, 1981).

Muitos observadores de elefantes africanos selvagens relataram que esses animais comunicam-se com outros elefantes, a vários quilômetros de distância. Mes-

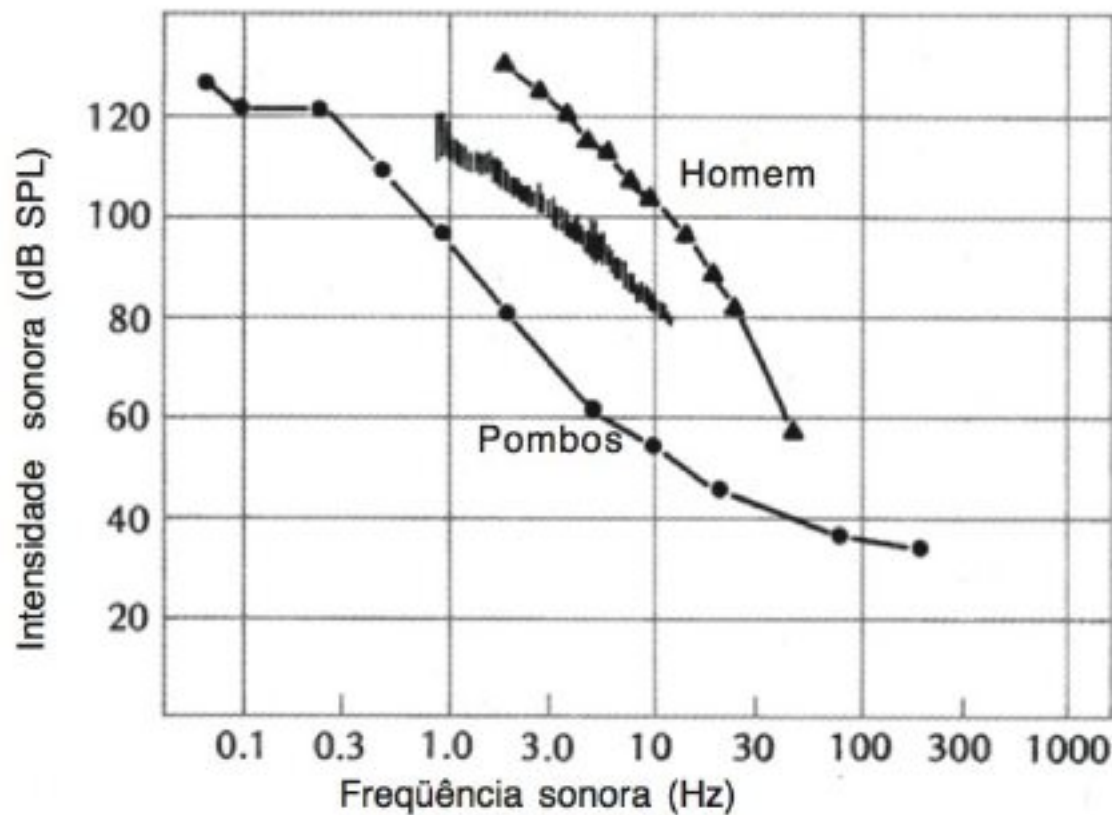


Fig. 13.6 Limiares para a detecção de sons de baixa frequência por pombos correios e pelos seres humanos. A intensidade de infra-som naturais está indicada pelo sombreado. Esses eventos estão compreendidas no intervalo audível de pombos, porém, estão muito abaixo do nível da percepção humana (Kreithen e Quine, 1979).

mo em um habitat de floresta, onde o uso de sinais visuais é impossível e nenhum sinal sonoro pode ser ouvido, os elefantes claramente se comunicam a distâncias longas. Foi sugerido que eles usam sinais que os seres humanos não conseguem ver nem ouvir; agora está claro que eles usam infra-som, que são sons de frequência mais baixa do que os que conseguimos ouvir.

Os registros dos elefantes asiáticos capturados, demonstram que eles fazem chamados com frequências fundamentais de 14 a 24 Hz, as quais estão bem abaixo do nível de escuta do ser humano. Os registros dos elefantes africanos na natureza revelam que emitem sons a frequências fundamentais de 14 a 35 Hz (Poole e col., 1988). Estudos de campo adicionais, com reprodução dos sons dos elefantes em alto-falantes, mostram respostas comportamentais claras, geralmente em distâncias consideráveis. Quando um alto-falante reproduz as chamadas de um elefante, ou outro animal a vários quilômetros de distância, pára, ergue as orelhas e claramente escuta; ele pode até mesmo se movimentar na direção do alto-falante (Langbauer e col., 1991).

A vantagem do infra-som é que as frequências sonoras baixas, em contraste com as altas, sofrem pouca atenuação no ar parado, exceto aquela causada pela dispersão esférica. As inversões térmicas noturnas, combinadas com a ausência de vento, são vantajosas e no ar

parado, provavelmente, a comunicação é possível em distâncias de mais de 10 km (Garstang e col., 1995).

A descoberta de que alguns animais são sensíveis ao infra-som pode levar à reavaliação de muitos relatos anedóticos a respeito do comportamento anormal dos animais antes de terremotos. As informações atuais são, na melhor das hipóteses, sugestivas, mas, devido à sensibilidade ao infra-som ter sido descoberta há pouco, seria insensato prever progressos futuros.

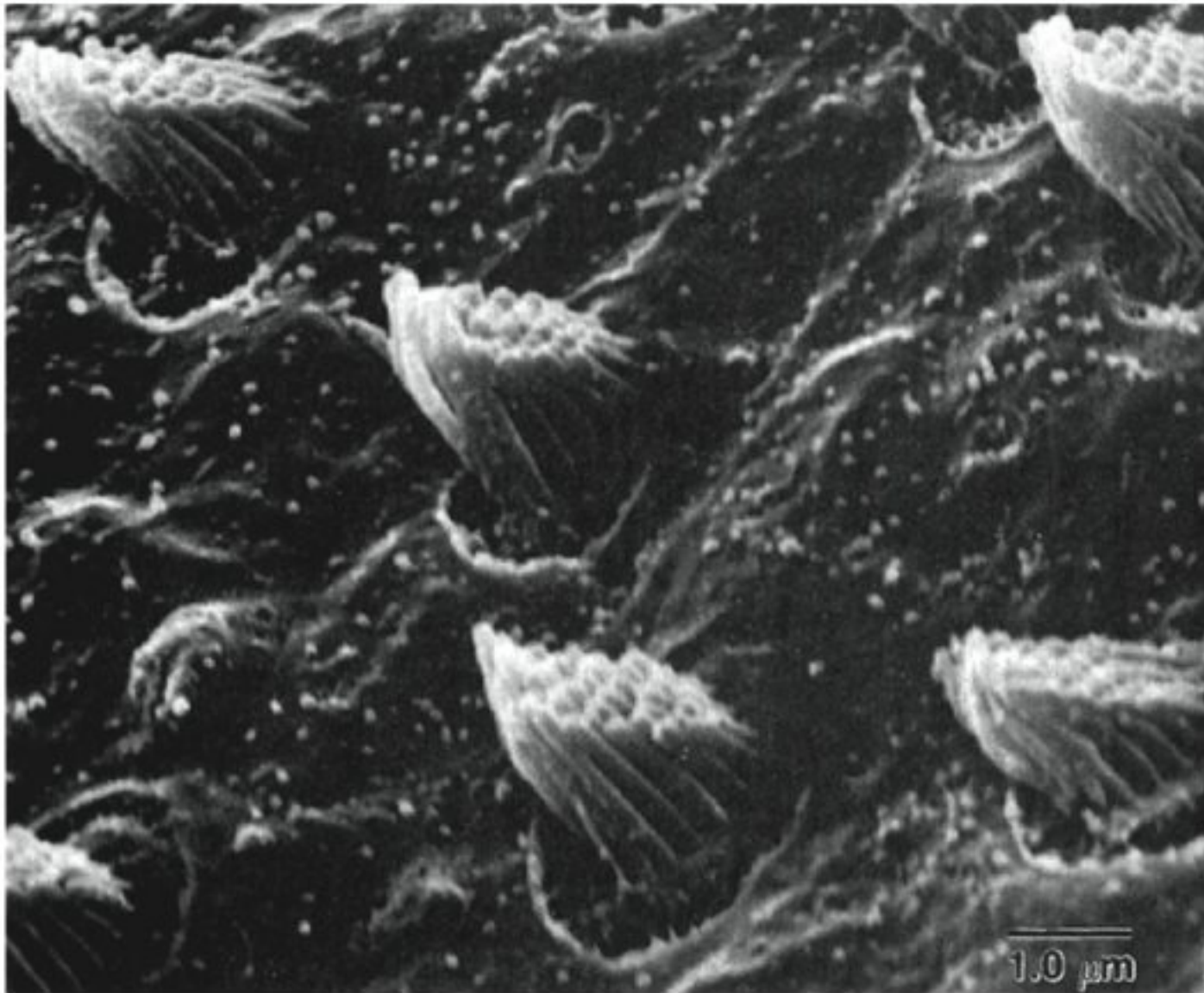
Outros sentidos mecânicos

Foi visto que a audição pode prover muitas informações detalhadas acerca do meio – de fato, muito mais do que inicialmente se acreditava. Não há dúvidas de que os animais que usam a localização por reflexão sonora obtêm uma impressão tridimensional do ambiente imediato, um pouco análogo ao que os seres humanos obtêm através da visão, exceto pelo alcance, que no caso da visão é mais limitado.

Outros sentidos proporcionam informações adicionais, porém, na maioria das vezes, são de natureza menos abrangente. Eles incluem uma variedade de sentidos mecânicos sobre os quais se tem somente informações rudimentares. Nós sabemos que o ser humano possui a capacidade de sentir texturas e qualidades de superfície, que combinadas com a sensibilidade à temperatura, resultam em uma quantidade considerável de informações sobre os objetos que tocamos. Não há dúvidas de que os animais são mais sensíveis do que os seres humanos e que desenvolveram capacidades sensoriais que ainda nos são desconhecidas.

Alguns animais apresentam uma capacidade extraordinária de sentir e analisar vibrações, que são, por exemplo, essenciais para uma aranha, que usa as vibrações para avaliar a natureza de um inseto capturado em sua teia. As sensações percebidas pela linha lateral dos peixes pertencem à mesma categoria. A linha lateral é realmente um órgão altamente complexo que é usado para uma multiplicidade de propósitos, entre eles, a percepção da velocidade do fluxo de água ao redor do peixe, fornecendo, portanto, informações a respeito da sua própria velocidade (Cahn, 1967).

A sensibilidade à *pressão hidrostática* foi demonstrada em diversos invertebrados aquáticos; alguns são bastante sensíveis a pequenas modificações de pressão, mas o mecanismo envolvido ainda não está esclarecido.

**FEIXES CILIARES NO OUVIDO DO PEIXE.**

Feixes ciliares das células do ouvido de um jaguaruá (*Adioryx xantherythrus*). Os feixes, todos orientados na mesma direção, são do sáculo, uma das vesículas do ouvido interno, que em peixes está associada à audição. Cada feixe contém de 40 a 60 estereocílios curtos e graduados. Nesses feixes, o quínocílio (à esquerda de cada feixe) é apenas ligeiramente mais comprido que os estereocílios. (Cortesia de A. N. Popper, Universidade de Georgetown.)

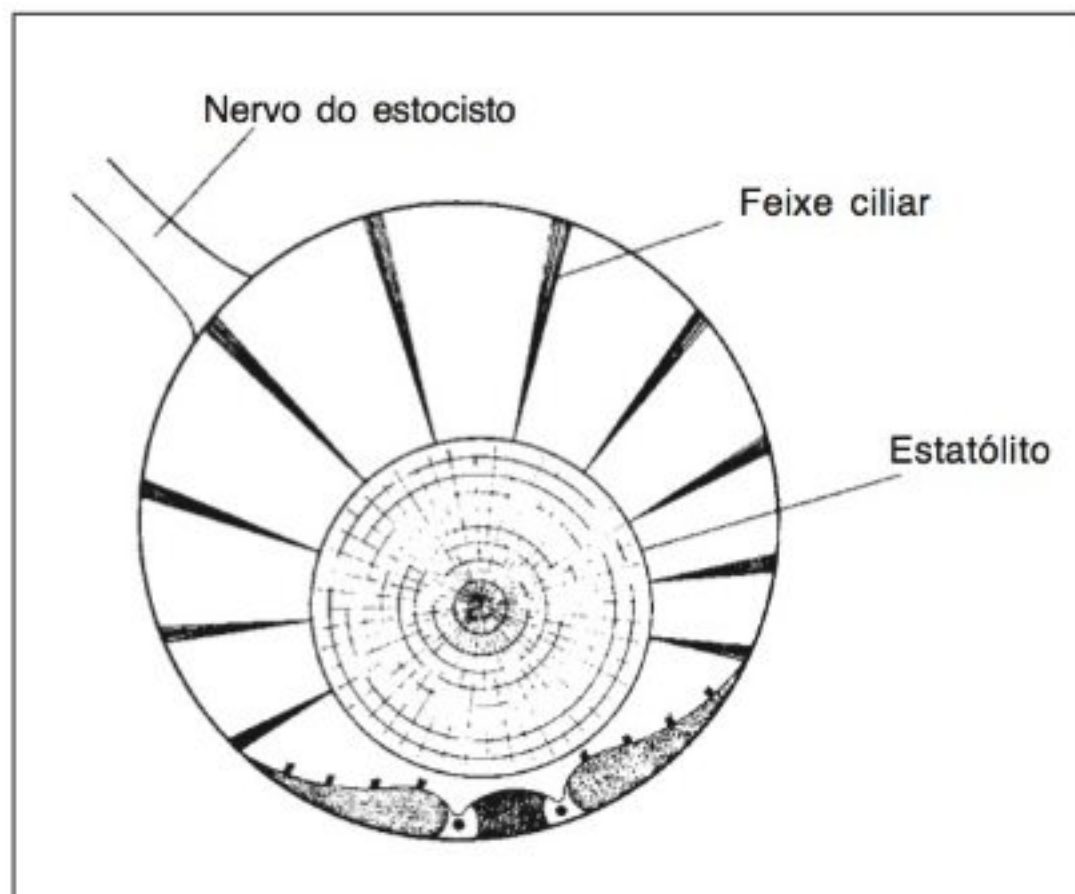


Fig. 13.7 O estatocisto de um caracol pelágico. No interior do estatocisto, um corpo pesado de carbonato de cálcio, o estatólito, está apoiado sobre células sensoriais sensíveis. Essas células respondem às alterações na posição do estatólito à medida que o animal muda sua posição no campo gravitacional (Tschachotin, 1908).

É fácil compreender como um animal que carrega um volume de gás, tal como a bexiga natatória, consegue ser sensível às alterações de pressão, pois a distorção re-

sultante pode facilmente ser percebida com o auxílio de mecanorreceptores. Entretanto, a maioria dos organismos planctônicos, que são sensíveis à pressão, não carregam estruturas repletas de ar que possam explicar a sensibilidade desses organismos às pequenas alterações de pressão (Enright, 1963).

A sensibilidade à força de gravidade é extremamente bem difundida e fornece informações acerca do que está para cima e para baixo. Animais mais complexos possuem receptores de gravidade, conhecidos como *estatocistos*, que são contraídos de maneira uniforme, segundo o mesmo princípio (Fig. 13.7). Um corpo pesado, o *estatólito*, geralmente constituído de carbonato de cálcio, encontra-se apoiado sobre os pêlos sensoriais. Qualquer deslocamento relativo à força da gravidade faz com que o estatólito estimule os feixes ciliares de outras células sensoriais, que, por sua vez, enviam informações ao sistema nervoso central.

A *aceleração angular* é percebida de maneira similar; um fluido no interior de uma estrutura adequada é movimentado e inclina as células ciliares em uma direção que depende da direção da aceleração. Em vertebrados, o órgão responsável pela sensação de aceleração angular está localizado no interior do ouvido interno e consiste de três canais semicirculares, orientados

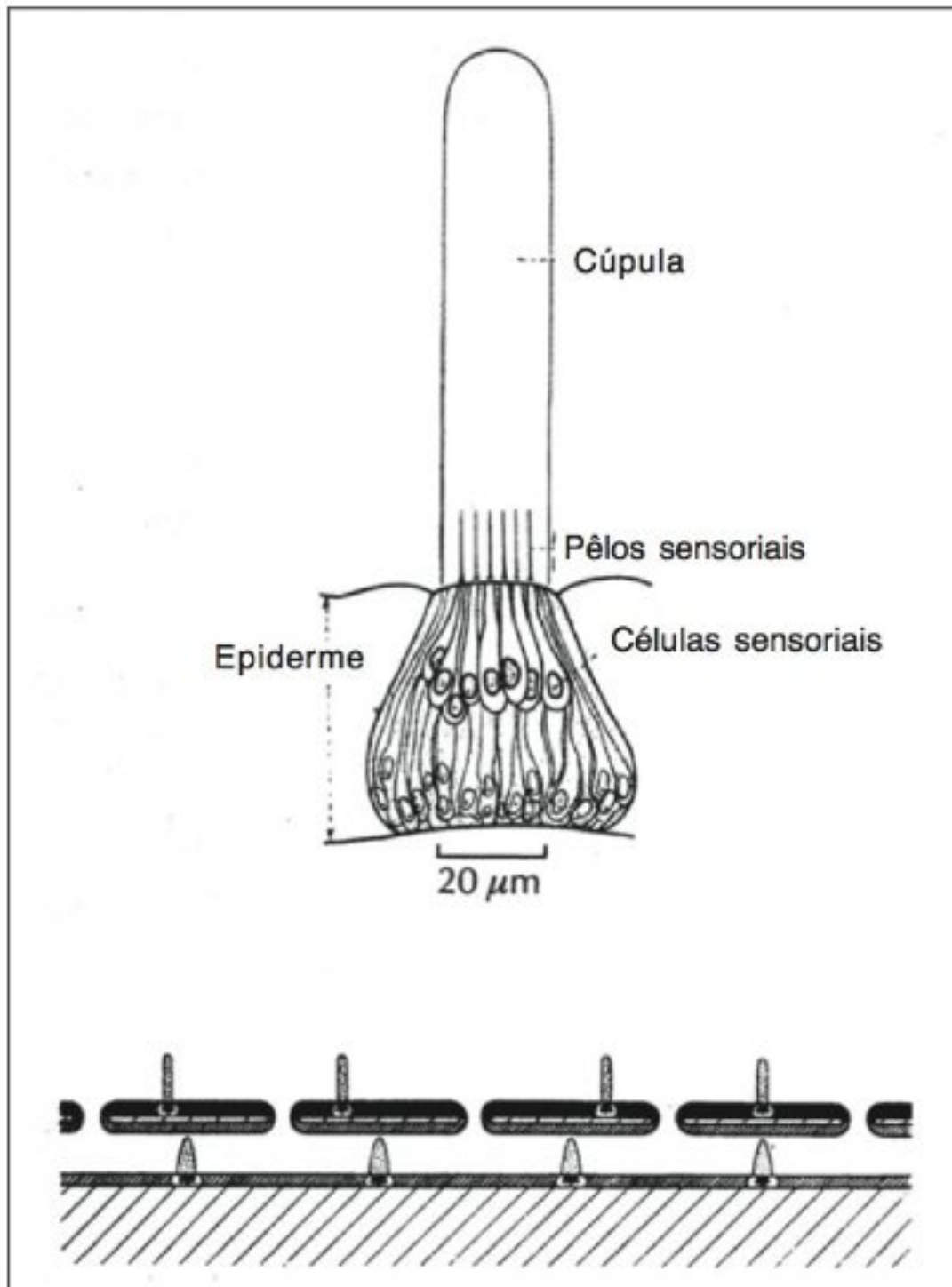


Fig. 13.8 Estrutura dos órgãos da linha lateral de peixes. Acima: várias células sensoriais, cada uma delas com um pêlo sensorial, encontram-se agrupadas com os pêlos sensoriais protuberantes recobertos por uma cúpula gelatinosa. Abaixo: secção longitudinal da linha lateral. O movimento da água leva à deformação das cúpulas (pontilhado) (Dijkgraaf, 1963).

em três planos, perpendiculares entre si. São preenchidos por fluido, e qualquer movimento angular faz com que a inércia do fluido estimule as células sensoriais no plano do movimento. Com os canais orientados em três diferentes planos, qualquer aceleração angular pode ser percebida.

As células receptoras envolvidas na audição, percepção de posição, equilíbrio e detecção dos movimentos da água pela linha lateral de um peixe, são todas de um mesmo tipo básico. Essas células receptoras possuem prolongamentos semelhantes a cílios e os movimentos deles gera respostas sensoriais adequadas. Como um exemplo, examinemos a célula receptora típica na linha

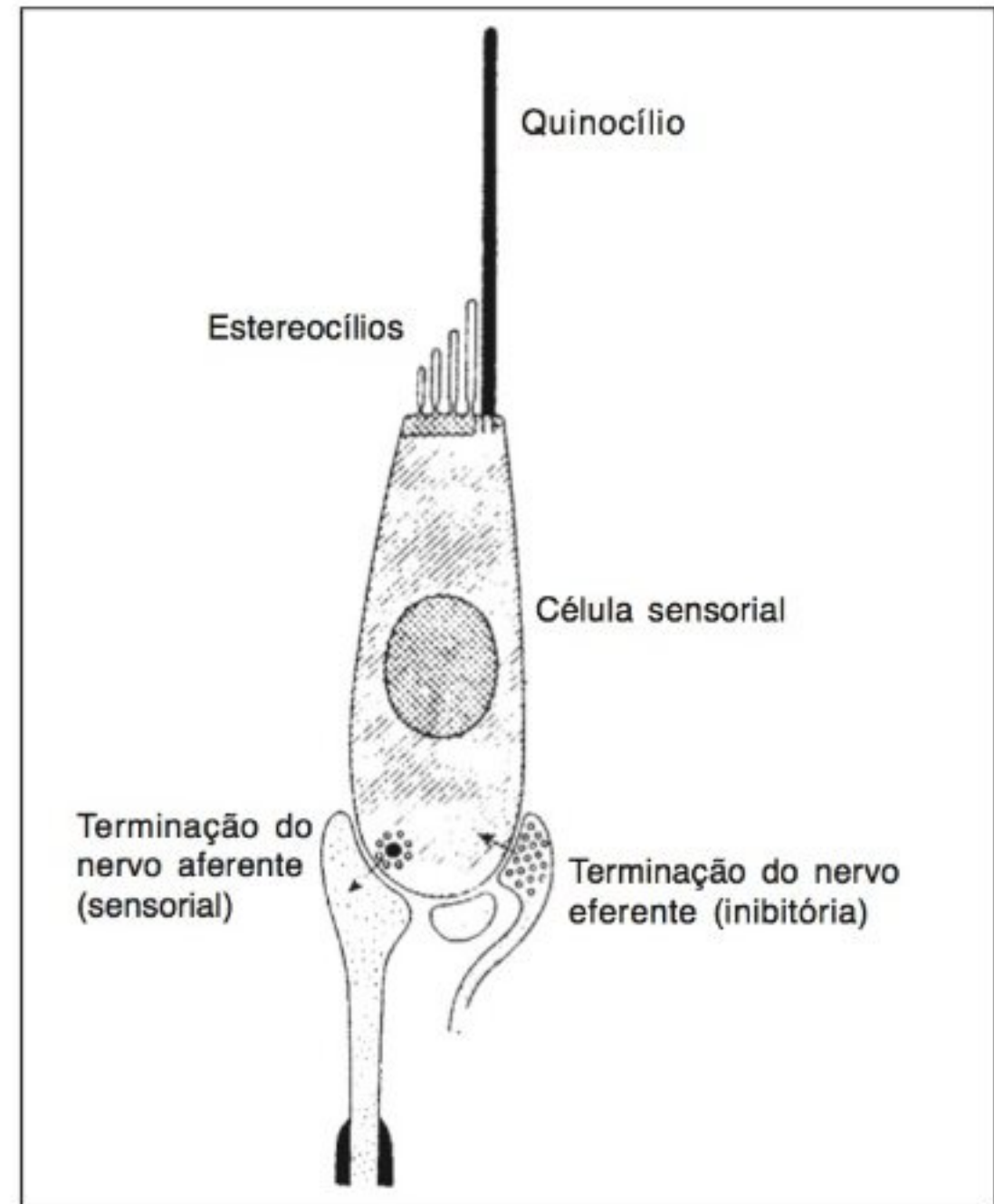


Fig. 13.9 As células sensoriais comuns dos mecanorreceptores possuem um quínocílio mais comprido ao lado de um grupo de estereocílios menores. A deformação dos cílios gera potenciais de ação nas células sensoriais (Flock, 1971).

lateral de peixes, um sistema usado na percepção de movimentos em relação à água circundante.

Cada célula sensorial receptora tem dois tipos de prolongamentos: um grupo de *estereocílios* relativamente curtos e um *quínocílio* mais longo. O quínocílio é um cílio verdadeiro e contém dois filamentos centrais e nove periféricos (isto é, a estrutura característica de um cílio). Os estereocílios, ao contrário, são desprovidos dessa estrutura característica.

Essas células sensoriais encontram-se, geralmente, agrupadas e os cílios protuberantes são recobertos por uma projeção gelatinosa, a *cúpula* (Fig. 13.8). Quando a cúpula é deformada pela movimentação da água adja-

cente, os cílios são inclinados e o movimento excita a célula sensorial.

O quinocílio está sempre ao lado do grupo de este-reocílios (Fig. 13.9) e, devido à sua orientação, a resposta da célula receptora é polarizada. A célula sensorial é excitada quando os cílios se inclinam para o lado no qual se encontra o quinocílio. Na linha lateral adjacente, as células sensoriais estão orientadas de sorte que algumas são estimuladas pelo movimento da água em uma direção, e outras, pelo movimento na direção oposta.

LUZ E VISÃO

Sem dúvida, a visão pode fornecer informações mais detalhadas que qualquer outro sentido. Com o auxílio das estruturas acessórias apropriadas (olhos), a luz pode formar uma imagem detalhada do meio, tanto de perto como de longe.

As informações obtidas com o auxílio da luz dependem de diferenças de *intensidade*, pois um meio iluminado uniformemente não transmite informações de interesse. Informações adicionais estão contidas nas diferenças de *comprimento de onda* ou *cor*. Finalmente, para animais que possuem órgãos acessórios apropriados, o *plano de polarização* da luz pode ser também altamente informativo.

No que diz respeito aos animais, a transmissão de luz é tão rápida (300.000 km por segundo) que não há retardo. Isso significa que alterações no meio podem ser percebidas instantaneamente, exceto pelo tempo gasto na transdução e transmissão do sinal para o sistema nervoso central. Compare isso, por exemplo, à lentidão com a qual uma alteração em um sinal olfatório é percebida.

Olhos formadores de imagem

A sensibilidade à luz é extremamente difundida, até mesmo em muitos organismos unicelulares. Os animais multicelulares, geralmente, possuem essa sensibilidade concentrada em determinadas máculas (máculas oculares). Se a mácula estiver protegida da luz em um dos lados, ela se tornará também sensível à direção.

Os animais altamente organizados possuem estruturas sensíveis à luz com complexidade crescente, que, nas suas formas mais avançadas, são excelentes olhos

formadores de imagem. Tais olhos bem desenvolvidos são observados em cinco filos animais diferentes: celenterados, anelídeos, moluscos, artrópodos e vertebrados. Os vários olhos diferem na configuração e desenvolvimento e deve-se supor que tenham evoluído, independentemente, nesses animais.

Um olho formador de imagem pode estar baseado em dois princípios diferentes: um olho multifacetado, como dos insetos, ou uma estrutura semelhante a uma câmera, com uma única lente, como em vertebrados (Fig. 13.10). O olho multifacetado tem o mesmo ângulo de resolução, tanto para objetos distantes como próximos, mas o olho do tipo lente necessita ter algum dispositivo para o foco, a fim de que sejam obtidos resultados igualmente satisfatórios para distâncias diferentes. É interessante que entre os poucos vermes que apresentam olhos formadores de imagem bem desenvolvidos, há tanto olhos de lente única como multifacetados.

Sensibilidade ao comprimento de onda

O que é percebido como luz pelos seres humanos encontra-se dentro de uma estreita faixa de comprimentos de onda, de 380 a 760 nm, do amplo espectro de radiação eletromagnética, que varia desde os raios gama extremamente curtos até as longas ondas de rádio (Fig. 13.11).

A sensibilidade visual de todos os outros animais está dentro ou bem próxima do mesmo intervalo de comprimentos de onda dos seres humanos. O fato notável é que não somente animais, mas também vegetais, reagem à luz dentro desse mesmo intervalo, incluindo a fotossíntese e o crescimento fototrópico.

É simples a razão para a importância universal de uma faixa estreita de radiação eletromagnética. A energia carregada por cada quantum de radiação é inversamente proporcional ao comprimento de onda; portanto, os comprimentos de onda mais longos não carregam energia suficiente em cada quantum para ter um efeito fotoquímico apreciável e os comprimentos de onda mais curtos (ultravioleta e menores) carregam tanta energia que danificam os materiais orgânicos. O uso biológico universal do que é conhecido como “luz” resulta da adequação singular desses comprimentos de onda específicos.

O intervalo não é exatamente o mesmo para todos os animais. A visão dos insetos, por exemplo, estende-

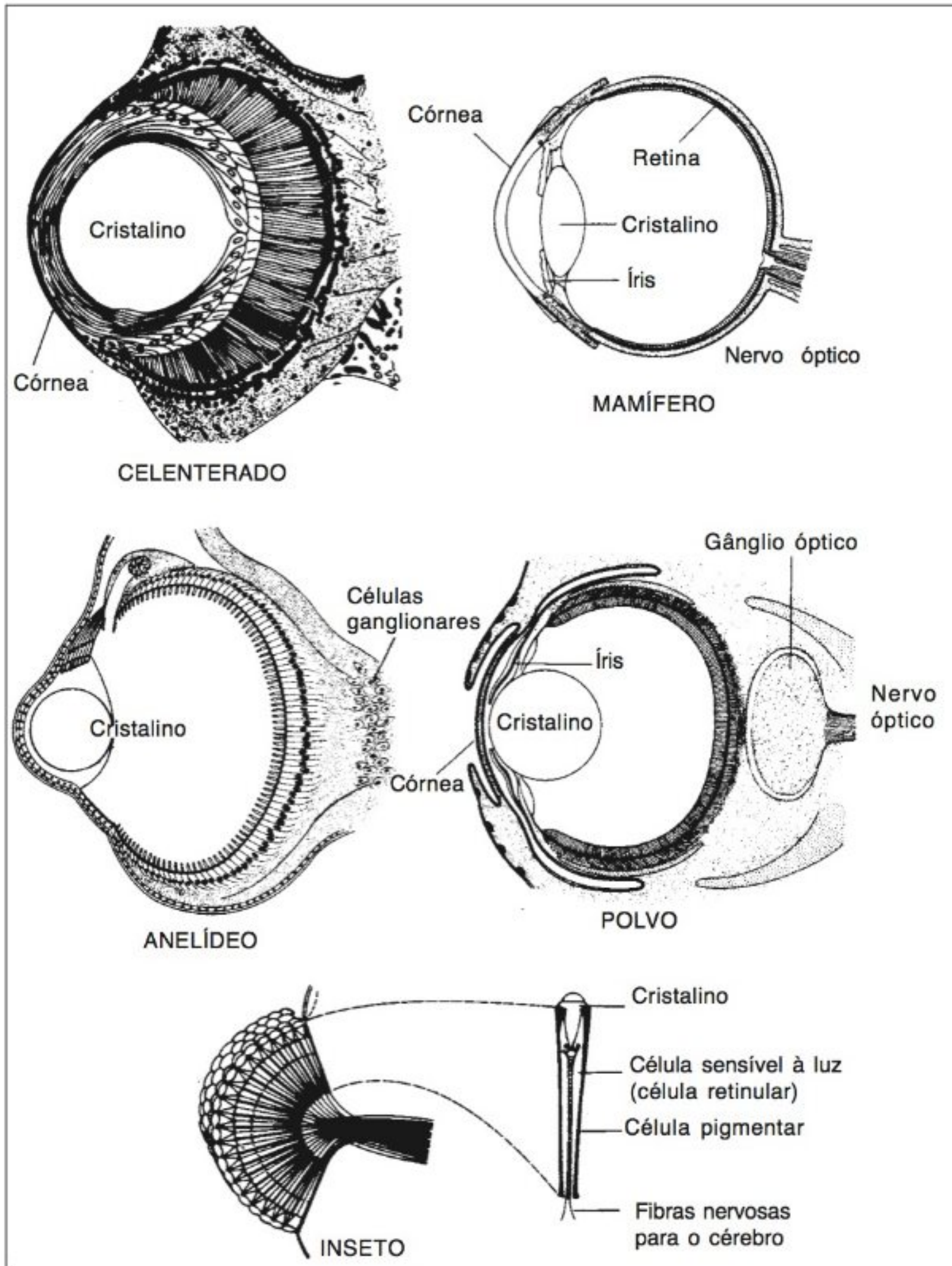


Fig. 13.10 Olhos de vertebrados e de alguns invertebrados que possuem cristalino e funcionam segundo o mesmo princípio de uma câmera fotográfica. Os insetos possuem olhos compostos nos quais os elementos isolados combinam-se para formar a imagem (um único omatídio é mostrado em detalhe).

se até o intervalo do ultravioleta próximo, comprimentos de onda ligeiramente mais curtos que aqueles que atingem os olhos dos vertebrados. Isso fica evidente pela capacidade de abelhas de distinguir qualquer cor do espectro, entre 313 e 650 nm, da luz branca. Essa capacidade que não está relacionada à intensidade luminosa e, portanto, deve depender da discriminação do comprimento de onda (isto é, visão “colorida”) (Kühn, 1927).

A retina de mamíferos é sensível à luz ultravioleta, porém, esses comprimentos de onda não penetram na retina, principalmente devido ao ligeiro tom amarelado do cristalino, que atua como um filtro. Os indivíduos cujos cristalinis foram removidos cirurgicamente devido à catarata conseguem perceber luz no intervalo do ultravioleta próximo, que previamente lhes era invisível.

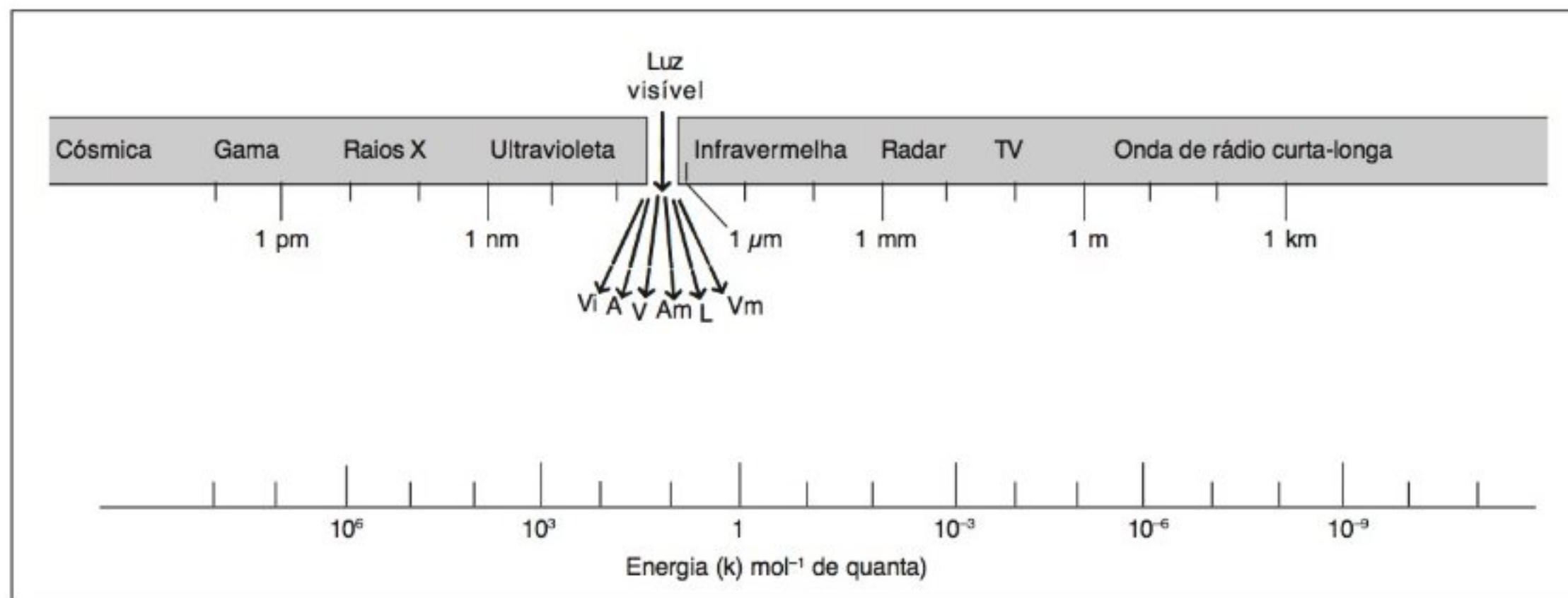


Fig. 13.11 O espectro da radiação eletromagnética varia desde os raios cósmicos mais curtos até as longas ondas de rádio. Somente uma faixa estreita entre 360 e 760 nm é percebida como luz. A energia carregada por cada quantum de radiação eletromagnética aumenta 10 vezes para cada decréscimo de 10 vezes no comprimento de onda. Vi, violeta; A, azul; V, verde; Am, amarelo; L, laranja; Vm, vermelho.

Esse estreitamento da faixa de comprimentos de onda que pode ser percebida é provavelmente vantajoso. Um cristalino, se feito de um material uniforme, causa maior refração da radiação de curtos comprimentos de onda que de comprimentos de onda maiores. Isso significa que os diversos comprimentos de onda não podem ser focalizados simultaneamente. Em cristalinol construídos pelo homem, essa dificuldade é conhecida como aberração cromática, podendo ser corrigida pelo uso de lentes compostas, que consistem de vários elementos com diferentes índices de refração. Para um olho que não possui correção de cor, a maneira mais simples de reduzir a dificuldade de focalização simultânea de diferentes comprimentos de onda é restringir a faixa de comprimentos de onda que pode nele penetrar. Nesse caso é melhor suprimir os comprimentos de onda mais curtos, para os quais o erro de refração é maior. Em insetos, que possuem olhos compostos que não focalizam, isso é irrelevante, pois a resolução é determinada pela distância angular entre os elementos oculares isolados.

Absorção luminosa: pigmentos da retina

Para que as células sensoriais da retina sejam estimuladas pela luz e respondam, um número suficiente de quanta de luz deve ser absorvido. Isso é obtido com

o auxílio de um pigmento que absorva luz. O mais conhecido deles é a *rodopsina*, que é encontrada em bastonetes dos olhos de vertebrados. (Os bastonetes são células da retina responsáveis pela visão com luz de baixa intensidade; os cones, que serão discutidos adiante, estão envolvidos na visão no claro e percepção de cores).

A rodopsina pode ser isolada da retina de animais cujos olhos são totalmente adaptados ao escuro. É um pigmento sensível à luz e quando fica exposto, decompõe-se em *retineno*, uma molécula que tem parentesco com a vitamina A, e em uma proteína denominada *opsina*. Esse processo é a etapa inicial na percepção de luz pelos bastonetes dos olhos de vertebrados.

O mais forte argumento para o papel da rodopsina no processo visual é que, se essa substância for esgotada pela exposição do olho à luz intensa, o olho ficará insensível à baixa luminosidade até que a rodopsina seja regenerada. Um outro forte argumento vem do seu espectro de absorção, que tem seu máximo a 497 nm. Este máximo e o espectro de absorção detalhado coincidem com a sensibilidade máxima e com o espectro de sensibilidade do olho humano quando exposto à luz de baixa intensidade (Fig. 13.12).

O estabelecimento da função dos pigmentos na percepção de luz tem sido mais difícil por causa dos cones, principalmente por dificuldades na extração de pigmen-

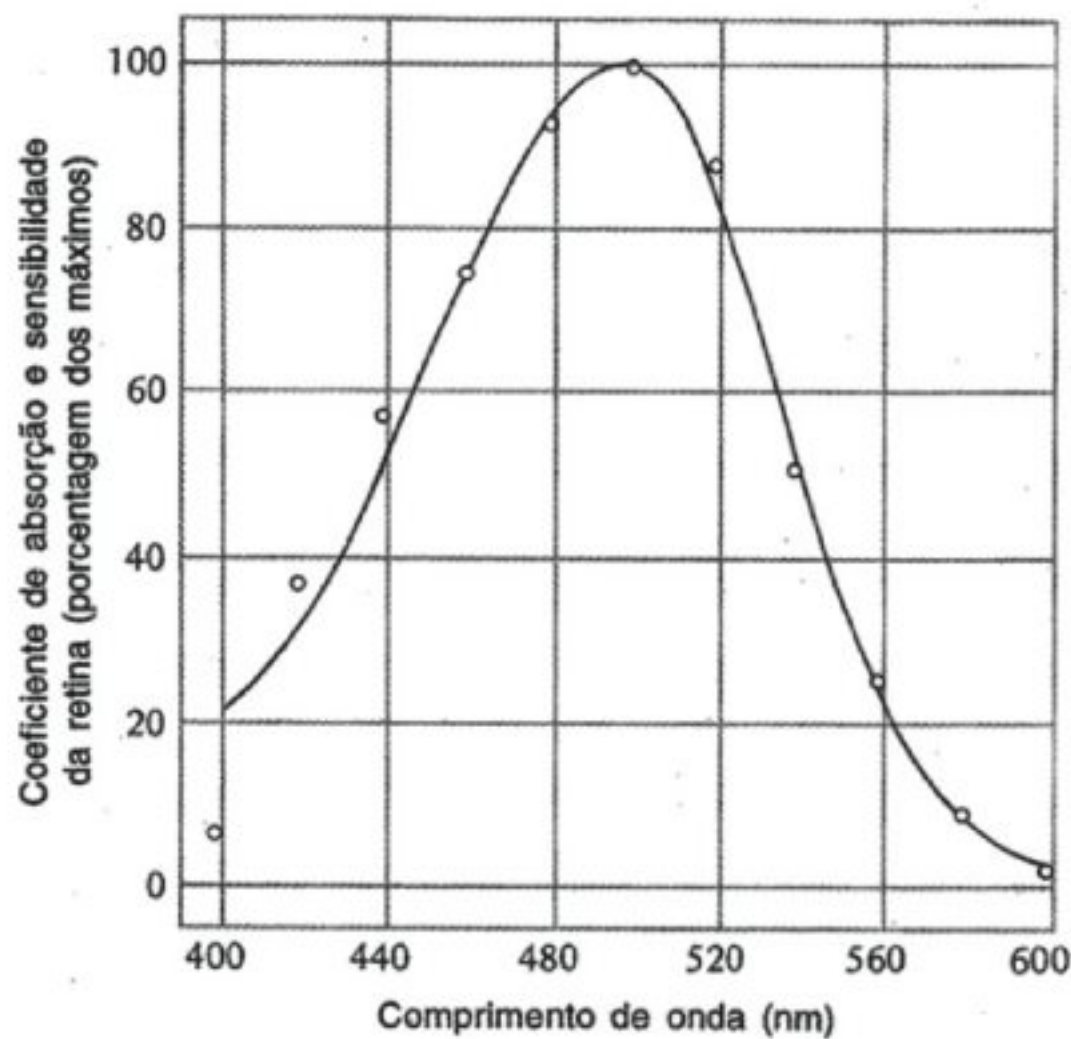


Fig. 13.12 Sensibilidade relativa do olho humano a diferentes comprimentos de onda (círculos), quando adaptado ao escuro, em comparação ao espectro de absorção do pigmento visual (Crescitelli e Dartnall, 1953).

tos apropriados. Há muito se sabe que a percepção de cores requer mais de um pigmento e que três pigmentos com pontos máximos de absorção no azul, verde e vermelho são suficientes para explicar a percepção de todas as cores que são enxergadas (teoria da visão tricromática).

As dificuldades foram superadas pela determinação dos espectros de absorção diretamente no olho humano. Com a utilização de instrumentação engenhosa, as medidas em cones isolados revelaram que existem três tipos de cones: sensíveis ao azul, ao verde e ao vermelho. Possivelmente, esses três tipos de cones são os responsáveis pela visão colorida dos seres humanos no claro (Brown e Wald, 1964). A absorvância máxima para os três tipos foi assim determinada: cones “azuis”, 420 nm, “verdes”, 534 nm e “vermelhos”, 563 nm (Bowmaker e Dartnall, 1980).

A sensibilidade espectral do olho humano está de acordo com a teoria dos três pigmentos e com as medidas dos espectros. Além disso, o que é conhecido a respeito das deficiências na visão colorida dos seres humanos (muitas vezes chamada de daltonismo), é expli-

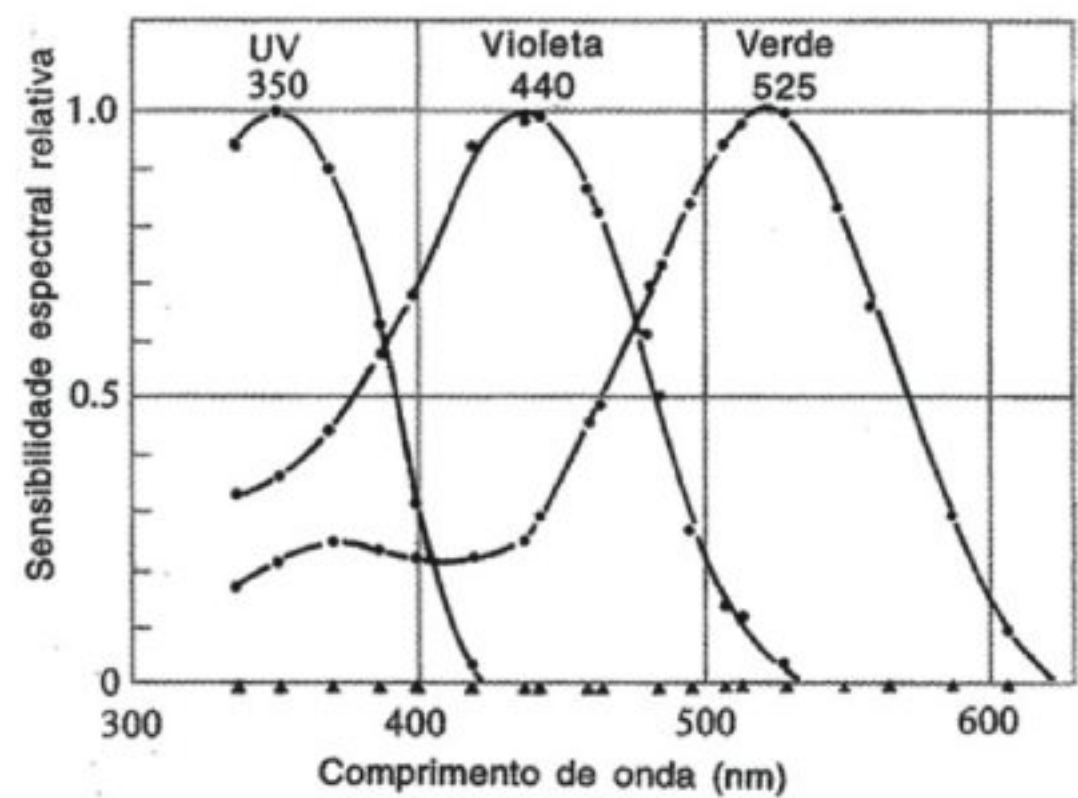


Fig. 13.13 A sensibilidade espectral do olho da mariposa esfingídea, *Deilephila*, indica a presença de vários pigmentos visuais, um deles adequado à recepção ultravioleta, e nenhum para a porção vermelha do espectro (Höglund e col., 1973).

cado satisfatoriamente com base na existência desses mesmos três pigmentos (Rushton, 1972).

Está bem demonstrado que muitos insetos conseguem distinguir a luz ultravioleta. A mariposa *Deilephila* possui receptores ultravioleta com sensibilidade máxima de absorção em 350 nm, exatamente dentro da fração ultravioleta do espectro (Fig. 13.13). Essa mariposa é desprovida de pigmentos sensíveis ao vermelho, o que é compatível com a ausência de sensibilidade ao vermelho em muitos insetos.

Há muito tempo se admite que as aves apresentam visão colorida, e está bem estabelecido que os beija-flores e pombos percebem a luz ultravioleta. Além dos pigmentos usuais sensíveis ao azul, verde e vermelho, as aves possuem um quarto pigmento que é sensível a comprimentos de onda mais curtos. Um estudo de 15 espécies de aves revelou que todas tinham um pigmento “ultravioleta”, com pico de sensibilidade em 370 nm. Além disso, as aves com três pigmentos apresentavam máximos em 450, 480 e 570 nm e algumas espécies exibiam um máximo de sensibilidade ainda maior, em torno de 510 nm (Chen e Goldsmith, 1986).



VISÃO DOS INSETOS O que uma abelha percebe a partir dos padrões de cores é surpreendentemente diferente do que é enxergado pelo olho humano. Para o olho humano, o cravo do pântano (*Caltha palustris*) parece uma flor amarela viva, uniforme (fotografia à esquerda); uma fotografia ultravioleta das mesmas flores (à direita) revela um padrão forte que serve como guia para o néctar a abelhas em busca de alimento. (Cortesia de Thomas Eisner, Cornell University.)

Luz polarizada

Uma qualidade da luz que os seres humanos não percebem é o plano de polarização.* Por essa razão, as informações transmitidas pela polarização da luz e sua importância para os animais passou despercebida até que o zoólogo alemão Karl von Frisch descobriu que abelhas melíferas usavam o plano de polarização como uma pista direcional.

Von Frisch estudou a comunicação entre abelhas e como as informações são passadas para as companhei-

ras quando uma abelha encontra uma boa fonte de alimento. Muitas vezes, as abelhas indicam a direção da fonte de alimento em relação à direção do sol (isto é, usam o sol como uma bússola). Elas possuem um relógio interno que compensa o movimento realizado pela Terra ao longo do dia.

Von Frisch descobriu, entretanto, que as abelhas podiam se orientar corretamente, mesmo na ausência de sol, contanto que uma pequena parte de céu azul pudesse ser vista. A luz do céu azul é suficientemente polarizada de modo a fornecer informações acerca da real posição do sol e essas são usadas pelas abelhas. Uma maneira de demonstrar a dependência em relação ao plano de polarização da luz é refletida em um espelho. Isso faz com que as abelhas se orientem na direção oposta à correta, como esperado pela inversão do plano de polarização causada pelo espelho. Ademais, a simples colocação de filtros que alteram a direção da polarização pode impor diferentes graus de desvios em relação à orientação correta das abelhas (von Frisch, 1948).

Após ser demonstrada a importância da luz polarizada, descobriu-se que os insetos, de um modo geral, são sensíveis à luz polarizada e, surpreendentemente,

* Na luz polarizada, as vibrações da onda propagada (raio) estão todas num mesmo plano, perpendicular à direção do raio. Na luz comum não-polarizada, as vibrações ocorrem em todas as direções (também perpendiculares ao raio). A luz não-polarizada pode tornar-se polarizada pela reflexão na água e outras superfícies não-metálicas, assim como pela transmissão através de certos materiais. O plano de polarização pode carregar informações que não estão contidas na luz não-polarizada. Parece que, na natureza, as informações mais importantes que os animais conseguem extrair dessa condição sejam atribuíveis ao fato de que a luz do céu azul é polarizada e a polarização em qualquer ponto do céu depende de sua posição em relação ao sol. Indiretamente, isso indica a localização do sol, informação essa muito importante na orientação e na navegação dos animais.

vários animais aquáticos também o são. Tal fato foi inicialmente observado no límulo, *Limulus* (Waterman, 1950), mas muitos outros animais aquáticos, incluindo polvos e peixes, são também sensíveis à luz polarizada (Waterman e Forward, 1970).

A observação de que pombos correios podem ser treinados a discriminar o plano de polarização da luz veio acrescentar uma outra pista possível às várias fontes naturais de informação de que dispõem na natureza, tendo em vista a admirável capacidade com que se orientam e voltam ao local de origem depois de soltos em locais não familiares (Kreithen e Eisner, 1978). Há, atualmente, uma quantidade significativa de evidências de que, para um grande número de animais aquáticos e terrestres, a capacidade de percepção do plano de polarização é importante na orientação e na navegação.

Energia térmica e infravermelho

Ao nos aproximarmos de um forno quente, percebemos claramente uma sensação de aquecimento que é interpretada como sendo proveniente da irradiação do forno. Isso é exatamente o que se entende por aquecimento: radiação na porção infravermelha do espectro. Como é percebida essa radiação que os olhos humanos não conseguem ver? O que os sentidos indicam quando avaliamos as condições frias e quentes do meio circundante?

Acreditamos sentir as condições térmicas do meio e o nosso comportamento freqüentemente parece indicar que isso de fato aconteça. Entretanto, o que é sentido não é a temperatura ambiental, mas a temperatura da pele junto aos receptores apropriados. Um bom exemplo da incapacidade humana de julgar a temperatura do ar é proporcionado pelo secador elétrico manual que é instalado em lavatórios públicos. O secador cria uma corrente de ar quente (de até 100°C) sobre as mãos e enquanto as mãos estiverem úmidas, o ar produzirá uma sensação moderada de calor, porém, assim que a pele seca, a corrente de ar torna-se dolorosamente quente.

O calor e o frio são percebidos por diferentes órgãos sensoriais na pele. Isso pode ser demonstrado pelo exame da atividade em fibras nervosas isoladas de receptores cutâneos sensíveis à temperatura. As fibras de um receptor termossensível não apresentam atividade até que a temperatura aumente acima de um certo ponto. Deste ponto em diante, a atividade aumenta, aproxi-

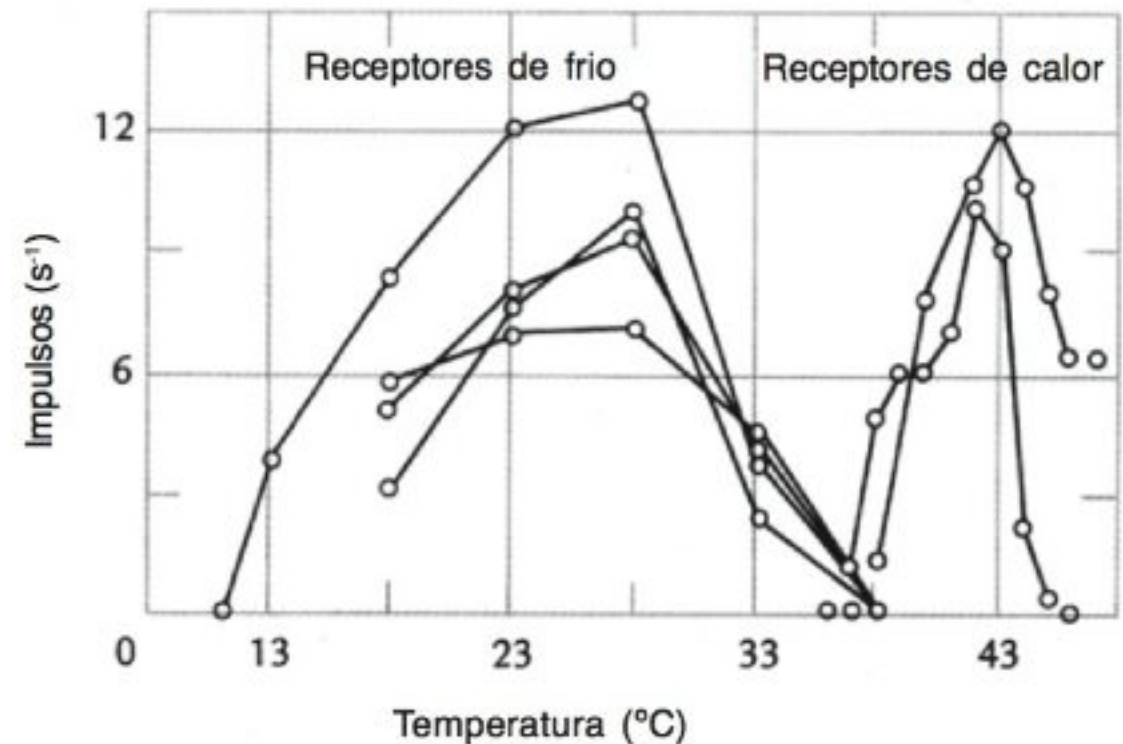


Fig. 13.14 Curvas de respostas obtidas a partir de receptores isolados, de calor e frio, na pele do escroto de ratos (Iggo, 1969).

madamente em proporção à elevação da temperatura, até que seja atingido um determinado limite superior, acima do qual a atividade nervosa diminui novamente.

Os registros obtidos a partir da pele do escroto de rato demonstram exatamente esse fenômeno (Fig. 13.14). Os receptores de calor ficam “silenciosos” abaixo de aproximadamente 37°C. Acima desta temperatura, seus disparos aumentam rapidamente à medida que a temperatura se eleva, porém, acima de 43°C, param de funcionar. Abaixo de 37°C, os receptores de calor permanecem inativos e os receptores de frio apresentam um aumento da atividade, aproximadamente proporcional ao decréscimo da temperatura. Abaixo de um determinado nível, os receptores de frio apresentam uma atividade cada vez menor até cessar completamente.

No estreito intervalo neutro, que corresponde à temperatura normal da pele do escroto do rato em equilíbrio térmico, há um baixo nível de atividade para ambos os receptores, de frio e calor. Uma alteração mínima em qualquer direção pode, portanto, ser percebida de forma rápida e precisa. Essa é uma maneira de se ter um sistema de controle sensível, baseado na obtenção de informações acuradas acerca de modificações discretas na temperatura da pele e, conseqüentemente, das alterações na transferência de calor entre a pele e o meio.

Radiação infravermelha

Os receptores cutâneos de temperatura, do tipo discutido anteriormente, são sensíveis à temperatura local da pele. Eles fornecem apenas indiretamente informa-

ções a respeito do meio, pois a temperatura da pele é resultante do fluxo de calor do centro do animal, bem como da condução e da radiação para o meio. A constatação da radiação ocorre apenas por meio de seu efeito sobre a temperatura da pele, como quando se percebe a radiação de um objeto quente. Por exemplo, uma parede de tijolos fria em uma casa pode propiciar uma sensação de “frio”; pode-se sentir a baixa temperatura da parede, que muitas vezes é interpretada como uma “corrente fria”, embora evidentemente não ocorra fluxo de ar pela parede.

A radiação infravermelha pode ser percebida diretamente por alguns animais com órgãos sensoriais especializados, que respondem a esse tipo de radiação. As *fossetas loreais* na cabeça de algumas cobras são receptores especializados de radiação infravermelha.

Quando uma cascavel dá o bote, a direção do mesmo parece ser orientado pela radiação infravermelha emanada da presa. Uma cascavel ataca apenas presas homeotérmicas e se a presa estiver morta e à temperatura ambiente, a cobra não a atacará. Entretanto, uma cobra de olhos vendados investe corretamente sobre um rato morto que é colocado na jaula, contanto que o animal esteja mais quente que seus arredores. Vendada, a cobra não pode ser guiada pela visão. Também não é guiada pelo sentido olfativo, pois mesmo assim atacará corretamente uma lâmpada elétrica em movimento, envolta em um pano. Está claro que a fosseta está envolvida na percepção e localização de objetos quentes.

Todas as cobras que possuem esses órgãos receptores alimentam-se preferencialmente de presas de sangue quente, oferecendo suporte adicional ao conceito de que esses órgãos sejam sensores infravermelhos. Na cascavel, as fossetas estão localizadas bilateralmente entre as narinas e os olhos. Elas são ricamente innervadas, sugerindo uma função sensorial para o órgão.

A sensibilidade do órgão foi examinada pelo registro da atividade no nervo aferente. Uma variedade de estímulos, como som, vibração ou luz de intensidade moderada (pela filtração da fração infravermelha do espectro), não apresentaram efeitos detectáveis na atividade do nervo. Entretanto, se objetos com uma temperatura diferente da do meio forem trazidos ao campo de recepção ao redor da cabeça, ocorrerá uma alteração surpreendente na atividade nervosa, independentemente da temperatura do ar (Bullock e Cowles, 1952; Barrett e col., 1970).

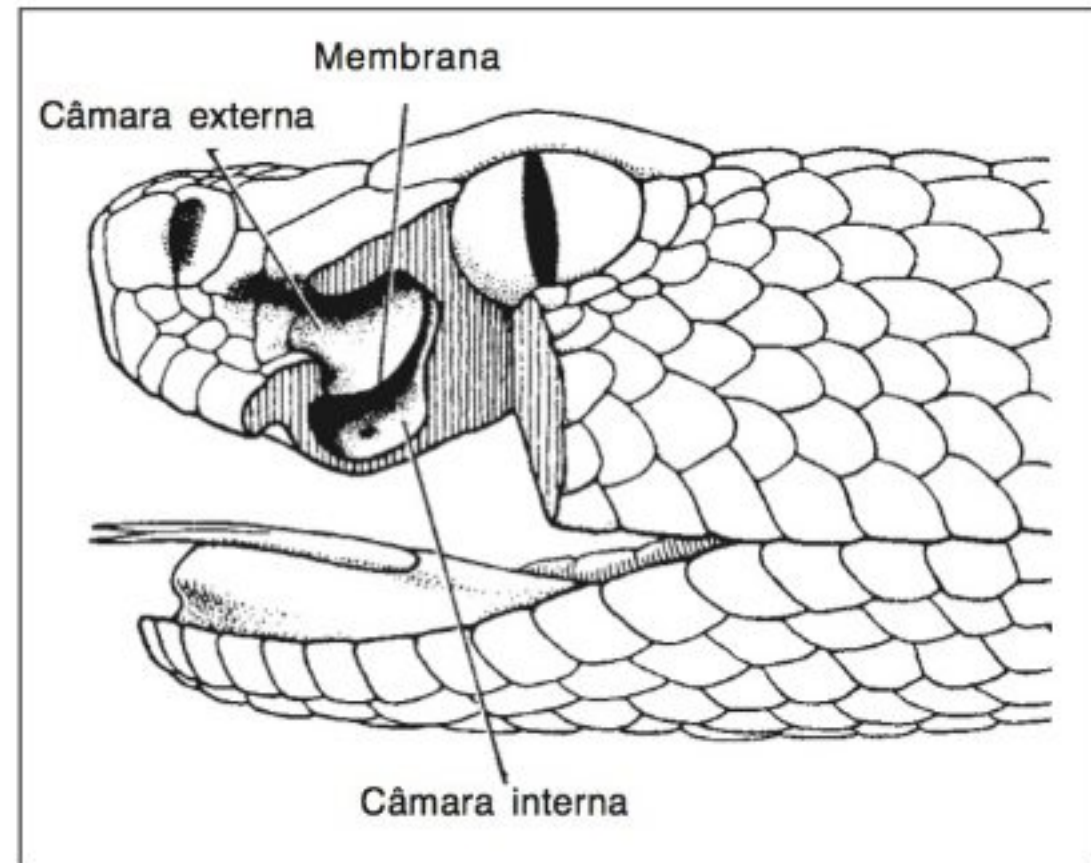


Fig. 13.15 As fossetas loreais na cabeça de uma cascavel são receptores especializados para a radiação infravermelha, usados para localizar presas homeotérmicas. As duas fossetas estão localizadas entre os olhos e as narinas, na parte anterior da cabeça. A fosseta apresenta uma câmara interna e outra externa, separadas por uma fina membrana. (Gamow e Harris, 1973. Copyright © 1973 pela *Scientific American, Inc.* Todos os direitos reservados.)

Como a radiação infravermelha é percebida? A fosseta é recoberta por uma fina membrana transparente (Fig. 13.15) e tem sido proposto que uma elevação na temperatura da câmara atrás da membrana poderia causar uma expansão do gás, com a conseqüente deformação da membrana. Isso, por sua vez, seria sentido pelo receptor apropriado. Essa hipótese é bastante improvável, pois um corte na membrana, expondo a câmara ao ar externo, não ocasiona perda de resposta, um resultado incompatível com a hipótese de que a alteração na pressão é percebida.

Restam duas outras possibilidades a serem consideradas: o efeito fotoquímico, que significa que a radiação infravermelha é absorvida por um composto específico, análogo aos pigmentos dos olhos sensíveis à luz, ou o órgão é sensível à discreta elevação de temperatura produzida quando a radiação infravermelha o atinge.

A radiação infravermelha emitida do corpo de um mamífero alcança seu ponto máximo em torno de 10.000 nm. A baixa energia quântica neste comprimento de onda torna qualquer efeito fotoquímico sobre um pig-

mento extremamente improvável. A radiação infravermelha pura pode ser produzida pelo laser, e experimentos com tal radiação, de comprimento de onda conhecido, fornecem fortes evidências de que o tipo de recepção na fosseta loreal é inteiramente térmica (Harris e Gamow, 1971).

Os órgãos receptores de calor podem ser usados para a percepção estereoscópica de uma fonte infravermelha, da mesma maneira como são usados os olhos humanos para a visão estereoscópica? Isso parece bastante provável, não apenas por observações da precisão com a qual uma cobra pode atacar, mas também por estudos de sua atividade cerebral. Quando a radiação infravermelha atinge o órgão receptor de calor, potenciais elétricos do teto óptico, a porção do cérebro à qual o nervo óptico está conectado, podem ser registrados. Isso por si só é interessante. Embora o nervo proveniente do órgão receptor de calor (um ramo do nervo trigêmeo) esteja completamente separado do nervo óptico, a mesma porção do cérebro parece fazer o processamento de informações obtidas por meio da visão e da radiação infravermelha.

Muitos dos neurônios no teto óptico respondem à estimulação dos órgãos receptores de calor do lado oposto da cabeça, um resquício do modo como a informação proveniente dos olhos é processada; o cruzamento do nervo óptico no nível do quiasma óptico é essencial para a visão estereoscópica e para a interpretação de distâncias.

As informações provenientes dos dois órgãos receptores de calor são aparentemente coordenadas e interpretadas de modo semelhante, uma conclusão em concordância com as alterações registradas durante a atividade nervosa no teto óptico, quando a posição da fonte de radiação infravermelha é modificada. A resposta é especialmente visível quando a fonte está em uma posição que permita irradiar as duas fossetas de uma única vez. Portanto, parece que as fossetas realmente proporcionam a percepção estereoscópica e auxiliam consideravelmente na precisão de avaliação de localização da presa (Goris e Terashima, 1973).

Alguns dos neurônios no teto óptico respondem somente à estimulação do órgão receptor de calor e outros apenas aos impulsos sensoriais da retina. Entretanto, alguns neurônios respondem apenas a impulsos simultâneos dos dois diferentes tipos de estimulação. Tais

neurônios bimodais são, provavelmente, importantes no processamento central de informações sensoriais úteis para prestar atenção e reconhecer objetos que emitem sinais térmicos e visuais (Newman e Hartline, 1981).

É improvável que órgãos especializados sensíveis à radiação infravermelha sejam de ampla importância entre os animais. Em particular, é quase impensável que um órgão similar pudesse funcionar em animais aquáticos, em parte devido a penetração extremamente baixa da radiação infravermelha na água e, também, porque o contato direto da superfície corpórea com um meio de condutividade e capacidade térmicas altas impossibilitaria a percepção das pequenas quantidades de calor envolvidas.

ELETRICIDADE ANIMAL

É sabido que alguns peixes conseguem produzir fortes choques elétricos. Os povos antigos, como os gregos e os egípcios, tinham conhecimento do fato e escreveram a respeito dos potentes choques gerados pela arara elétrica (*Torpedo*) e pelo bagre elétrico (*Malapterurus*), porém, o fenômeno deve ter parecido completamente misterioso até que a natureza da eletricidade viesse a ser conhecida.

As potentes descargas elétricas servem para propósitos ofensivos e defensivos óbvios. Os choques mais potentes são produzidos pela poraquê sul-americana (*Electrophorus*), que pode liberar descargas entre 500 e 600 V, que são potentes o suficiente para matar outros peixes e, possivelmente, animais do tamanho de uma pessoa. Essas descargas elétricas potentes podem ser liberadas somente por algumas espécies de peixes, que, todavia, não têm parentesco próximo; alguns são teleostes, outros, elasmobrânquios, tanto de água doce como marinha.

À medida que os peixes elétricos foram sendo estudados com maior profundidade, foi se tornando aparente que mesmo descargas elétricas pouco intensas – muito fracas para produzir qualquer efeito direto em outros peixes – servem a uma variedade de propósitos úteis. Evidentemente, descargas muito fracas não conseguem atordoar a presa e são inúteis como armas de agressão e defesa. Entretanto, sabe-se, atualmente, que podem ser, de modo geral, utilizadas para a obtenção de informações a respeito do meio.

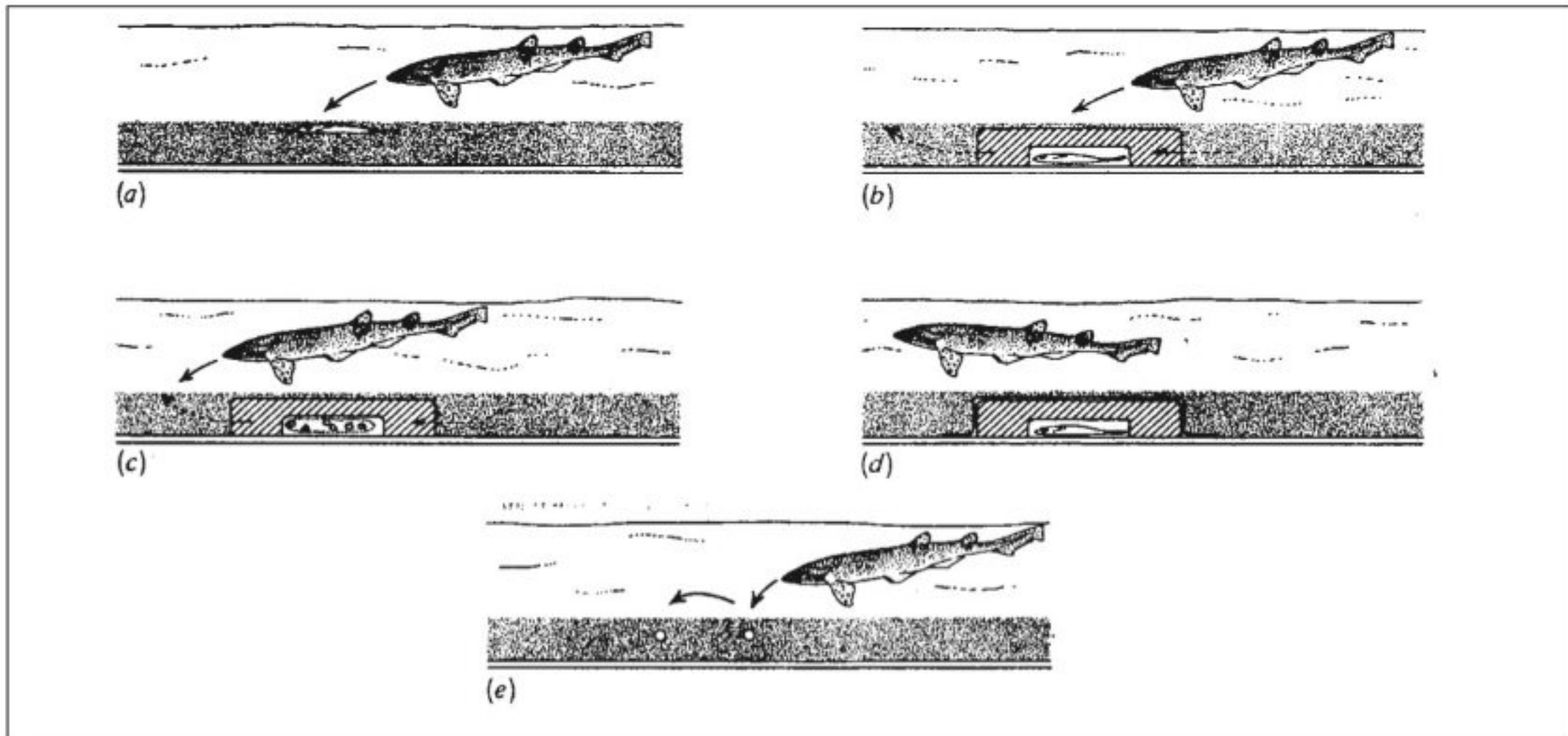


Fig. 13.16 Respostas alimentares de um pequeno tubarão (*Scyliorhinus canicula*). (a) Quando um tubarão faminto passa nas proximidades de um linguado, completamente enterrado na areia, ele detecta o peixe e imediatamente o ataca. (b) Para excluir as pistas olfativas, o linguado é recoberto por um compartimento de ágar, perfundido com água que sai a uma certa distância (seta tracejada). No entanto, o tubarão ataca o local certo da presa. (c) Quando pedaços de peixe são colocados no compartimento de ágar, o tubarão busca o alimento no local de saída da água de perfusão. (d) Se o compartimento de ágar for recoberto por uma película plástica, o sinal é atenuado e o tubarão passa sem percebê-lo. (e) Um campo elétrico artificial, da mesma magnitude que o gerado pelos movimentos respiratórios do linguado, excita o tubarão, que imediatamente ataca esta "presa" (Kalmijn, 1971).

As descargas elétricas são particularmente apropriadas para a distinção entre objetos não-condutores e bons condutores, tal como outro animal. Um animal de água doce, digamos um peixe, tem uma condutividade elétrica muito superior (devido ao teor salino de seus fluidos corpóreos) à da água, que é um condutor pobre. Descargas elétricas pouco intensas podem ser usadas para navegação em águas escuras, assim como para a localização de predadores e presas. Além disso, as descargas elétricas são usadas na comunicação entre indivíduos e, em alguns casos, um peixe responderá com comportamento sexual apenas aos sinais elétricos provenientes do sexo oposto (Hopkins, 1972).

Por fim, foi verificado recentemente que muitos peixes que não conseguem produzir sinais elétricos, são bastante sensíveis à atividade elétrica pouco intensa que é resultante do funcionamento normal de músculos de outros organismos. Dessa maneira, os tubarões e as araias podem localizar outros peixes, mesmo que estejam em repouso. Um cação faminto (o tubarão *Scyliorhi-*

nus) reagirá até mesmo a um linguado que está inativo no fundo de um aquário, completamente recoberto de areia. Se o tubarão passar a menos de 15 cm do linguado, realizará imediatamente uma volta súbita em direção à presa escondida. Em seguida, retirará a areia, sugando-a e expelindo-a, e capturará o peixe (Fig. 13.16).

Experimentos cuidadosos revelaram que essa capacidade de localizar o linguado não está associada ao sentido olfativo. Aparentemente, o cação responde aos potenciais elétricos mínimos produzidos pelos movimentos respiratórios do linguado escondido, pois ele responde a uma descarga artificial de $4 \mu\text{A}$ (da mesma ordem de magnitude que a produzida pelo linguado) e tenta retirar essa presa imaginária, desenterrando-a.

Em resumo, os peixes elétricos podem fazer uso de descargas elétricas (1) para defesa e atordoamento da presa, (2) para explorar o meio e localizar inimigos ou presas (muito mais comum) e (3) para comunicação. Além disso, os peixes que não são elétricos conseguem usar seus eletrorreceptores extremamente sensíveis para

localizar presas, por meio de potenciais de ação gerados pela atividade muscular normal.

Produção de descargas elétricas

Em quase todos os peixes elétricos, as descargas são produzidas por órgãos elétricos discretos, que consistem de tecido muscular modificado. Esses órgãos foram cuidadosamente estudados na enguia elétrica, que pode produzir descargas de mais de 500 V. Os seus grandes órgãos elétricos encontram-se dispersos ao longo do corpo, uma grande massa de cada lado, constituindo 40% do volume do animal.

Esses órgãos são formados por células delgadas, conhecidas como *eletroplacas* ou *eletrolâminas*, empilhadas em colunas que podem conter entre 5.000 e 10.000 placas. Cerca de 70 colunas acham-se de cada lado do corpo. As duas faces de cada eletroplaca são acentuadamente diferentes; uma é inervada por uma densa rede de terminais nervosos e a outra é intensamente dobrada e enrolada.

Quando o órgão está inativo, as duas superfícies da eletroplaca encontram-se carregadas positivamente do lado externo, cada uma +84 mV em relação ao lado interno (Fig. 13.17). Portanto, o potencial total, do lado externo de uma membrana ao externo da outra, é zero. Durante uma descarga elétrica, entretanto, o potencial na superfície inervada é invertido e a voltagem total através da eletroplaca atinge cerca de 150 mV.

Com a disposição das eletroplacas em série, a voltagem é somada, como se várias baterias em série fossem conectadas. Com vários milhares de eletroplacas dispostas dessa maneira, o poraquê consegue atingir várias centenas de volts. (Devido às perdas internas, a voltagem não atinge a magnitude total de uma conexão ideal em série das eletroplacas.)

A disposição das eletroplacas em colunas paralelas aumenta o fluxo de corrente. No poraquê, a corrente pode ser de cerca de 1 A. A arraia elétrica gigante (*Torpedo*) vive na água do mar, que tem uma resistência muito menor que a da água doce. Sua voltagem é menor (cerca de 50 V), mas por possuir em torno de 2.000 colunas em paralelo em cada órgão elétrico, a corrente total é extraordinariamente alta, acima de 50 A. Uma corrente de 50 A a uma voltagem de 50 V corresponde a uma força de 2.500 W durante a descarga (Keynes e Martins Ferreira, 1953). Um número muito maior de

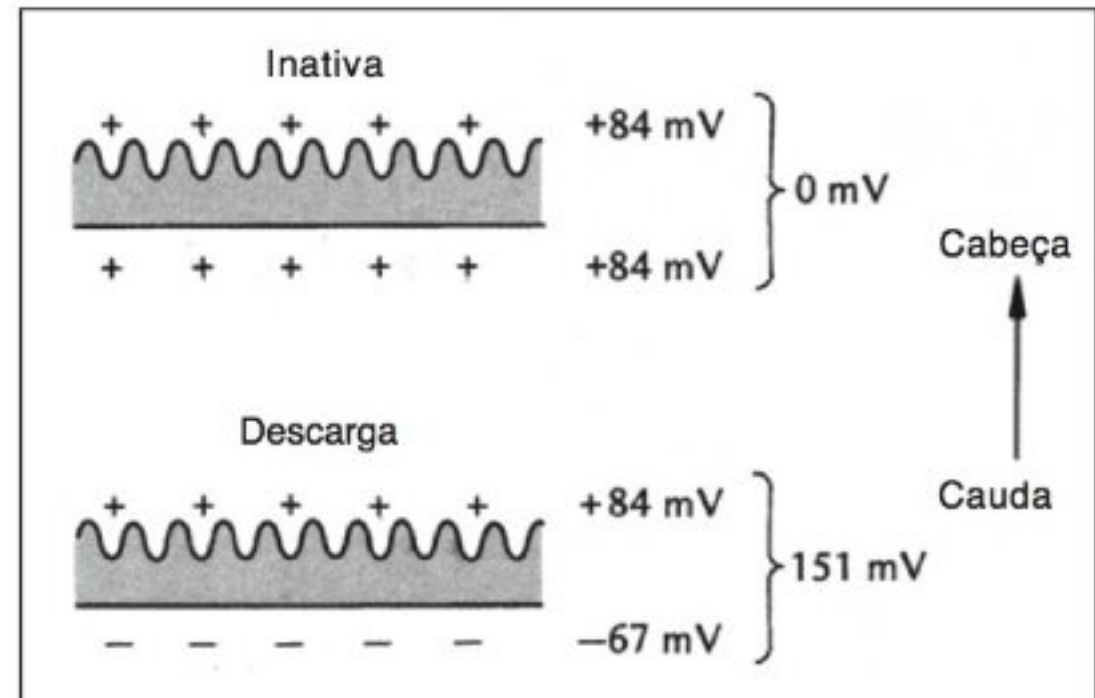


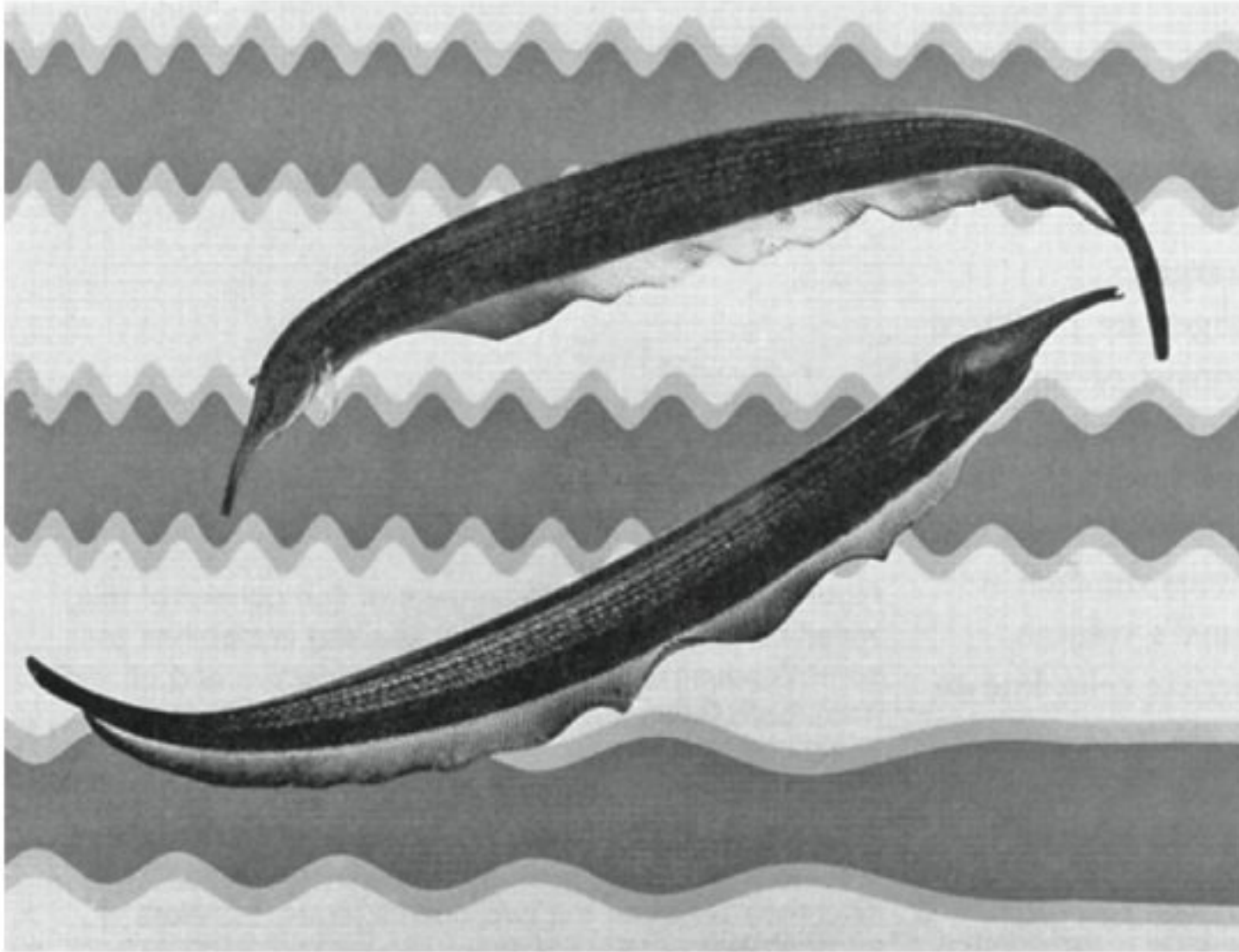
Fig. 13.17 Os órgãos elétricos dos peixes consistem de células finas, como hóstias (eletroplacas), empilhadas em colunas em número de vários milhares. Quando uma placa está inativa e em repouso (acima), ambas as faces estão carregadas positivamente, o lado externo com + 84 mV. Portanto, não há diferença de potencial entre as duas faces externas. Durante a descarga (abaixo), o potencial da face posterior da placa é invertido e atinge -67 mV do lado externo. A diferença de potencial entre as duas faces externas é, portanto, de $84 + 67 = 151$ mV (Keynes e Martins-Ferreira, 1953).

peixes produz descargas elétricas pouco intensas, que, possivelmente, não poderiam exercer nenhuma ação defensiva ou de ataque. Entretanto, podem ser usadas para comunicação e obtenção de informações acerca do meio.

Eletrorreceptores

A maioria dos peixes elétricos vive em águas turvas, onde a visibilidade é precária. São frequentemente peixes noturnos, os quais possuem olhos pouco desenvolvidos. O valor de um sentido elétrico é, portanto, óbvio. Ele permite a exploração do meio quando a visão é inadequada e independe do ciclo diurno-noturno de luz. A maior desvantagem de um sentido elétrico é seu alcance muito limitado – geralmente, não mais que uns poucos metros.

Um dos primeiros peixes no qual estudou-se detalhadamente a recepção elétrica é o peixe elétrico africano, *Gymnarchus niloticus* (Machin e Lissman, 1960). Este peixe, que não possui um nome popular, dispara um fluxo contínuo de pulsos, a uma frequência de cerca



PEIXE ELÉTRICO Um par de peixes elétricos sul-americanos *Sternarchoromphus*. O fundo exibe o registro simultâneo da descarga dos órgãos elétricos. O registro superior inicia-se a uma frequência de 5 Hz. (Cortesia de Gerald Langner, Technische Hochschule, Darmstadt.)

de 300 a 400 pulsos por segundo. Durante cada descarga, a extremidade da cauda fica momentaneamente negativa em relação à cabeça, de modo que uma corrente elétrica flui em direção à água circundante. A configuração do campo elétrico depende da condutividade dos arredores e é distorcida se um objeto com condutividade superior ou inferior à água for introduzido no campo. As linhas de fluxo de corrente convergem para um objeto de condutividade mais alta que a água e divergem em torno de um condutor mais pobre.

Quais são os órgãos eletorreceptivos responsáveis por esse fenômeno? Os receptores estão localizados na pele e são de dois tipos, tuberosos e ampulares. Os *receptores tuberosos* são encontrados apenas em peixes elétricos. Eles respondem especificamente às taxas de descarga de alta frequência (várias centenas de hertz), características dos peixes elétricos, sendo que em cada espécie, a frequência dos receptores está dentro do intervalo da taxa de descarga característica da mesma espécie (Fig. 13.18).

O outro tipo, os *eletorreceptores ampulares*, são encontrados em peixes elétricos e não-elétricos. Eles respondem a frequências muito menores e a alterações

nos campos de corrente direta. Eles se abrem para o exterior por meio de poros diminutos na pele, que, através de canais preenchidos com material gelatinoso, levam às ampolas que contêm as células sensoriais. Em tubarões e arraias marinhos, os canais e receptores são bastante proeminentes e ficaram conhecidos como ampolas de Lorenzini, bem antes da função delas ser esclarecida (Fig. 13.19). Em peixes eletrossensíveis de água doce, incluindo as arraias de água doce, os canais são muito mais curtos e os órgãos menos proeminentes são denominados microampolas.

A diferença na estrutura dos eletorreceptores de peixes marinhos e de água doce é fácil de compreender. Na água do mar, onde os peixes possuem uma maior resistividade que a água circundante, as linhas de corrente divergem ao redor do peixe e um canal longo, preenchido com material gelatinoso de alta condutância, ajuda a maximizar a queda de voltagem por meio da unidade sensorial.

Na água doce, as linhas de corrente convergem para o peixe devido a sua menor resistividade. Um canal longo poderia funcionar se houvesse uma alta resistência da pele e uma baixa resistência do canal, porém, isso é

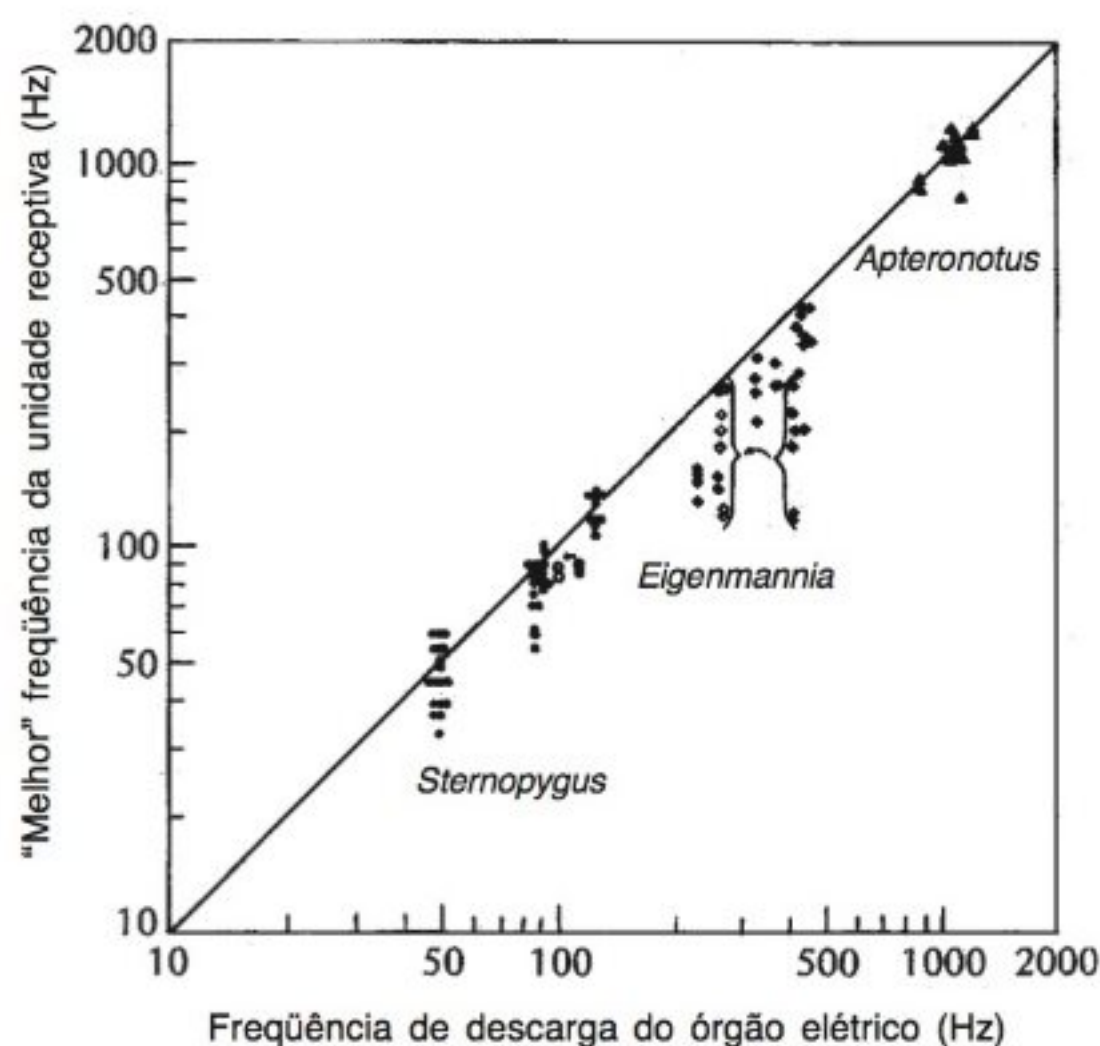


Fig. 13.18 As unidades eletorreceptoras dos peixes elétricos apresentam suas melhores frequências de recepção no mesmo intervalo que a frequência de descarga elétrica normal da espécie (Hopkins, 1976).

difícil de ser obtido. Seria necessário uma elevada concentração salina no gel para manter a resistência baixa, ou um isolamento da parede excessivamente alto. Por isso, todos os peixes eletrossensíveis de água doce possuem receptores com canais longos o suficiente para penetrar na pele (Fig. 13.20).

Os eletorreceptores podem ser extremamente sensíveis, respondendo a gradientes de voltagem de até 10^{-8} V por centímetro. O significado de potências negativas de 10, tais como 10^{-8} , não é sempre intuitivamente óbvio e a seguinte ilustração pode ajudar. Imagine uma pilha comum de lanterna de 1,5 V colocada com uma extremidade em Nova Iorque e a outra a 1.500 km de distância, na Flórida. O gradiente de voltagem será de 1 V por 1.000 Km, ou 10^{-8} V por centímetro. Esta é a magnitude dos minúsculos campos percebidos pelos eletorreceptores dos peixes!

E a interferência causada por sinais elétricos provenientes de outros peixes? Se muitos peixes elétricos vivem na mesma área, como conseguem evitar que confundam os seus próprios sinais com os dos outros? Se um peixe elétrico for submetido a um pulso elétrico artificial, de frequência idêntica à sua, ele irá responder com uma alteração da frequência, afastando-se do sinal

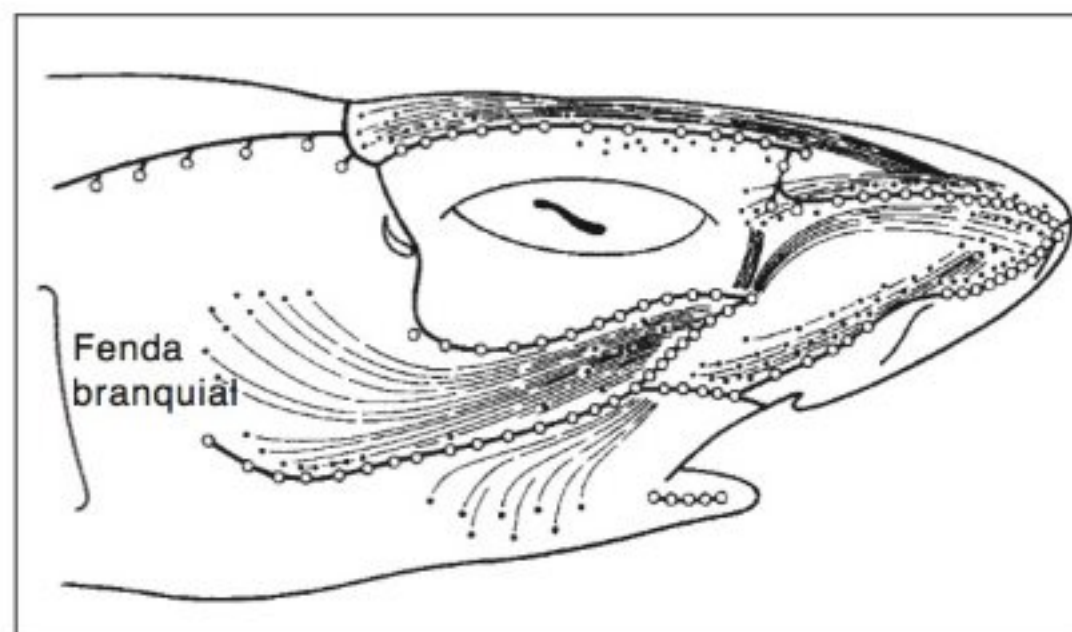


Fig. 13.19 Localização dos órgãos de sentido sobre a cabeça de um cação *Scyliorhinus*. As aberturas das ampolas de Lorenzini são indicadas por pontos pretos. Os círculos indicam os poros do sistema da linha lateral e as linhas escuras, sua localização (Dijkgraaf e Kalmijn, 1963).

artificial. Isso, provavelmente, pode evitar que o peixe confunda seus próprios sinais com aqueles originados por outros peixes. Essa conclusão é sustentada pela tendência de um peixe elétrico naturalmente alterar e encontrar sua frequência específica quando se avizinha de um outro peixe com a mesma frequência (Bullock, e cot. 1972).

A capacidade de utilizar impulsos elétricos gerados pelo próprio animal para a exploração do meio tem uma semelhança superficial ao uso de pulsos sonoros por morcegos. Entretanto, o sistema elétrico é diferente, pois não há reflexão; ele depende da distorção do campo elétrico.

Supunha-se que apenas os peixes possuíam um sentido elétrico, mas há, atualmente, fortes evidências de que o sistema da linha lateral das salamandras, por exemplo, *Ambystoma*, também seja sensível à eletorrecepção. A linha lateral de *Ambystoma* exibe dois tipos de unidades sensoriais, eletro e mecanossensíveis. As unidades mecanossensíveis são extremamente sensíveis aos movimentos da água. As unidades eletrossensíveis, as quais respondem a gradientes mínimos de voltagem, não respondem a nenhuma estimulação mecânica, a não ser que ela seja muito forte (Münz e cot., 1984).

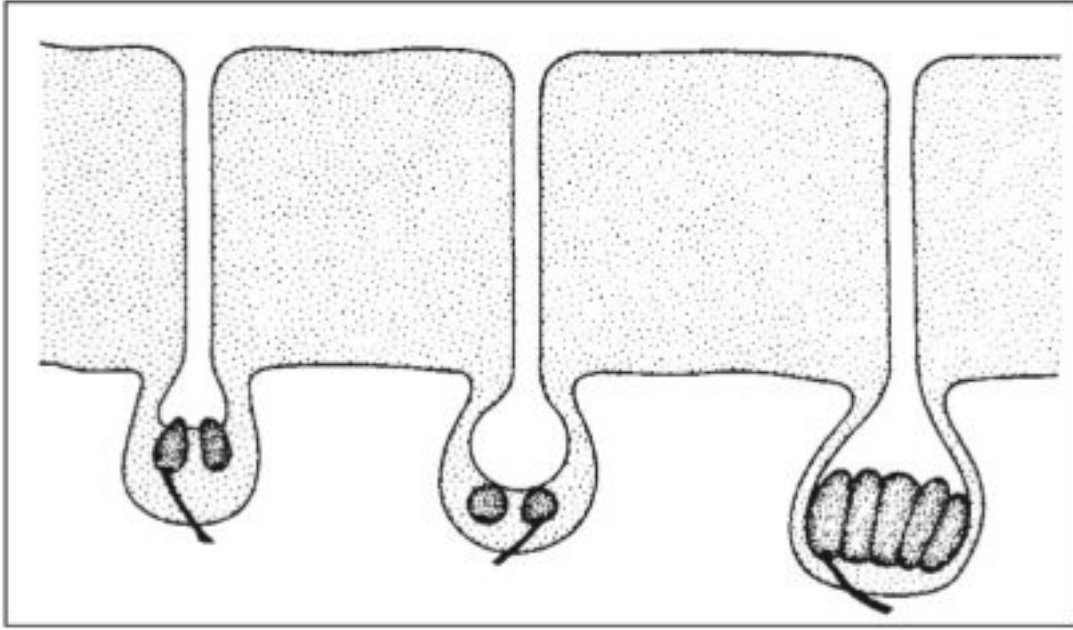


Fig. 13.20 Diagrama de três tipos diferentes de receptores ampulares cutâneos de um peixe elétrico (*Eigenmannia virescens*). As células receptoras (sombreadas com seus nervos em preto) estão localizadas no fundo de um canal em conexão com a superfície da pele (Lissmann e Mullinger, 1968).

A função das unidades eletrossensíveis nas salamandras é parecida com a dos peixes, tanto em relação ao intervalo de frequência como em relação à sensibilidade. *Ambystoma* se alimenta de pequenos invertebrados, girinos e peixes; as correntes geradas por esses animais são da mesma ordem de magnitude que a sensibilidade do seu sistema de eletorrecepção.

Um outro vertebrado que se alimenta de organismos aquáticos vivos é o mamífero ovíparo, o ornitorrinco. Ele busca seu alimento em correntes lamacentas e quando mergulha, mantém seus olhos, orelhas e nariz fechados. Há muito se sabe que o bico do ornitorrinco contém uma grande quantidade de órgãos receptores e se supõe que eles sejam mecanorreceptores extremamente sensíveis. Isso sem dúvida é verdadeiro, pois foi demonstrada, recentemente, a presença de eletrossensibilidade no ornitorrinco, que é capaz de localizar campos elétricos pouco potentes, emitidos por presas animais ou por uma fonte artificial (Scheich e cols., 1986).

É muito provável que a eletorrecepção no ornitorrinco tenha evoluído independentemente da dos peixes. Assim parece, pois a inervação das unidades eletrossensíveis no ornitorrinco é realizada pelo trigêmeo, o quinto nervo craniano, enquanto em peixes, é feita pelo nervo auditivo, o oitavo nervo craniano (Gregory e cols., 1987).

Sensibilidade eletromagnética

O zoólogo inglês Hans Lissmann há muito sugeriu que a eletrossensibilidade dos peixes é alta o suficiente para servir a outro propósito, a detecção do campo magnético da Terra.

Quando um condutor se movimenta por um campo magnético, há a indução de corrente elétrica. Um peixe é um condutor e quando nada pelo campo magnético da Terra, a corrente induzida encontra-se completamente dentro do nível de sensibilidade da eletorrecepção. Se um peixe se mover passivamente com uma corrente oceânica, a polaridade do campo elétrico pode informar ao animal as direções da corrente, contra ou a favor. Se um peixe estiver nadando ativamente, a corrente induzida poderá indicar as direções reais da bússola.

Um teste experimental da capacidade de utilização das informações eletromagnéticas foi realizado por Kalmijn (1978). Ele colocou arraia em um reservatório circular de fibra de vidro e treinou-as a receber uma compensação alimentar em um pequeno cercado no leste magnético. Elas eram punidas ao entrar em um cercado semelhante, a oeste. A natureza magnética da resposta de um animal treinado tornou-se evidente quando o campo magnético era invertido. A arraia entrava agora no cercado no novo leste magnético, embora esse fosse o local onde previamente tinha sido punida. O campo percebido pela arraia é induzido por seus próprios movimentos natatórios e, portanto, demonstra aquilo que é denominado de orientação eletromagnética ativa. Estudos posteriores revelaram que a sensibilidade eletromagnética, como seria esperado, está localizada nas ampolas de Lorenzini.

A percepção eletromagnética dos peixes marinhos depende da alta condutividade da água do mar. Devido à menor condutividade da água doce, a percepção eletromagnética é menos promissora para os peixes de água doce, e o princípio não deve se aplicar a nenhum animal terrestre, pois o isolamento proporcionado pelo ar impossibilita a existência de qualquer canal para o retorno da corrente. O interessante é que princípios totalmente diferentes podem se aplicar à capacidade dos animais terrestres de perceberem a direção da bússola magnética.

Percepção de campos magnéticos

Há muitas informações anedóticas e semianedóticas a respeito de animais capazes de perceber a direção da

bússola magnética. Os pombos correio, definitivamente, obtêm a direção da bússola pelo sol. Entretanto, sob tempo muito nublado, muitos pombos podem ainda se orientar com êxito, possivelmente pela utilização do campo magnético da Terra como uma bússola de reserva. Tal sugestão é sustentada por experimentos nos quais os pombos foram submetidos a campos magnéticos artificiais.

Em experimentos de laboratório, onde pistas ambientais isoladas podem ser melhor individualizadas e controladas, o efeito dos campos magnéticos pode ser estudado com maior precisão. O tordo europeu (*Erithacus rubecula*) exibe um período de migração sem descanso na primavera e outro no outono. Se ele for colocado em uma gaiola circular interna, tenderá a se movimentar em direção àquela que seria sua direção migratória natural para a época do ano.

A direção de voo preferida é mantida em um ambiente totalmente fechado, sem pontos de referência óptica, ou outras indicações que fariam com que a ave se orientasse corretamente. Entretanto, se a gaiola de teste for transferida para uma câmara inteiramente de aço, criando um escudo para os campos magnéticos, as aves não conseguirão mais encontrar a direção migratória natural (Fromme, 1961). Além disso, campos magnéticos gerados artificialmente influenciam a escolha direcional feita pela ave. Azulões engaiolados orientam-se durante o período de migração de acordo com o campo geomagnético natural, orientado para o norte. Se o componente horizontal do campo magnético for artificialmente inclinado, as aves se orientarão em direção ao leste-sudeste (Emlen e col., 1976). Existe também relatos de que distúrbios naturais no campo geomagnético influenciam aves migradoras noturnas (Moore, 1977).

Parece que essas aves não são sensíveis à polaridade do campo magnético, isto é, não percebem o norte da mesma forma que uma agulha de bússola; ao contrário, parecem utilizar a inclinação da direção axial das linhas do campo para inferir informações acerca da polaridade norte-sul (Wiltschko e Wiltschko, 1972).

Muitos outros animais são afetados pelos campos magnéticos: entre eles estão os moluscos marinhos, salmões, salamandras, tartarugas, vespões e abelhas melíferas. Os experimentos com estas últimas mostrou que o campo magnético afetava as suas atividades de busca de alimento e construção das colméias e, já que as abe-

lhas melíferas são bem conhecidas e facilmente manipuladas, estudos experimentais tornam-se relativamente simples.

As abelhas melíferas carregam em seu abdome massas distintas de material ferromagnético, que poderia ser diretamente afetado pelo campo magnético da Terra. Isso sugere que o sentido magnético desses animais é distintamente diferente da sensibilidade eletromagnética descrita anteriormente como sendo associada ao movimento de um condutor (como no peixe durante o nado) em um campo magnético.

Partículas magnéticas que presumivelmente consistem de magnetita (Fe_3O_4), também foram identificadas em diversos outros animais que são afetados por campos magnéticos – insetos, peixes, anfíbios, aves e assim por diante. No entanto, a mera presença de partículas de material eletromagnético de forma alguma comprova que elas tenham alguma função na orientação magnética; será necessário demonstrar qual é de fato o mecanismo que revela como o efeito em uma minúscula partícula de magnetita é percebido e transmitido ao sistema nervoso.

Apesar das diversas tentativas, é difícil demonstrar um mecanismo como este, mas as abelhas melíferas parecem possuir as estruturas que servem como pré-requisitos. Determinadas células do abdome das abelhas contêm grânulos de ferro, cujo diâmetro é em média $0,6 \mu\text{m}$; estas células, conhecidas como tropócitos, são innervadas pelos axônios do cordão nervoso central. Apesar desta afirmação não nos informar como a reação neural inferida poderia ter sido gerada, indica que as estruturas necessárias estão presentes (Hsu e Li, 1994).

O que discutimos até agora é a descoberta de uma orientação de circunferência com a ajuda de uma sensibilidade magnética. É um problema diferente e muito mais complexo usar o campo magnético da Terra para determinar a posição global, mas isto parece possível. Alguns animais migratórios, como as tartarugas marinhas que migram por milhares de quilômetros e retornam, anos depois, à mesma praia em que deixaram seus ovos, podem ser capazes de usar o campo magnético do planeta para determinar sua localização geográfica. Esta capacidade requer dois parâmetros magnéticos distintos, cada qual variando de forma diferente sobre a superfície da Terra.

Ao longo das rotas migratórias das tartarugas, a maioria ou todos os locais possuem combinações exclusivas de intensidade do campo magnético e da inclinação da linha do campo. Parece que estas tartarugas chocas possuem a capacidade de distinguir entre diferentes intensidades de campo, e também diferentes ângulos de inclinação magnética, ao longo de suas rotas migratórias (Lohmann e Lohmann, 1996). Portanto, elas possuem as habilidades sensoriais necessárias para discernir qual é a sua posição global por meio do uso de um mapa magnético de coordenadas duplas, mas se elas fazem uso disso ou não permanece ainda em aberto.

O principal ímpeto para a pesquisa do material eletromagnético veio da surpreendente descoberta de bactérias magnéticas que são comuns em lodos marinhos. Quando observadas em uma gota de água, sob microscópio, essas bactérias migram sistematicamente em direção ao norte magnético. Alterações artificiais no campo imediatamente induzem modificações correspondentes na direção de natação dessas bactérias. Sem dúvida alguma a orientação delas é magnética (Blakemore, 1975).

Um biólogo imediatamente perguntará: qual a utilidade para uma bactéria, que migra distâncias de micrômetros e milímetros, conhecer o norte magnético? A resposta é simples: essas bactérias são anaeróbias e como elas se orientam ao longo do eixo do campo magnético, que na latitude da região nordeste dos EUA é de cerca de 60° em relação ao plano horizontal, a migração em direção ao norte significa nadar em direção à lama para escapar do oxigênio, que lhes é prejudicial.

Essas bactérias são aproximadamente esféricas e com cerca de 1 μm de diâmetro. Elas contêm cadeias de pequenas partículas magnéticas, presumivelmente constituídas de magnetite. A orientação em direção ao norte é inteiramente passiva, pois bactérias mortas permanecem alinhadas ao campo magnético e acompanham as alterações impostas na direção do mesmo.

Outros micróbios magnéticos foram isolados da água doce e nestes, também, cadeias de cristais de magnetite são responsáveis por uma orientação magnética passiva, claramente diferente do fenômeno eletromagnético exibido pelos peixes elasmobrânquios.

À medida que essas bactérias migram para o norte para evitar o oxigênio, o que ocorre com micróbios similares no hemisfério sul? Eles se comportam como as bactérias no hemisfério norte, porém, com a surpreen-

dente diferença de que a polaridade delas é invertida. As bactérias encontram-se orientadas para o sul e migram em direção à lama, nadando ao longo das linhas inclinadas do campo magnético no hemisfério sul (Blakemore e col., 1980).

Várias das modalidades sensoriais discutidas neste capítulo – luz polarizada, radiação infravermelha, campos magnéticos e elétricos – não podem ser percebidas pelos seres humanos e eram desconhecidos até há bem pouco tempo. Várias foram propostas e testadas sem sucesso e, portanto, foram rejeitadas. Argumentos teóricos foram também usados para demonstrar a impossibilidade de alguns daqueles canais sensoriais que agora ficou comprovado que eles de fato existem.

Uma questão óbvia surge: no futuro, poderá uma nova modalidade sensorial ser descoberta? Pode parecer improvável, mas seria arriscado admitir que seja impossível. Para tanto é necessário identificar sinais discretos mensuráveis, que possam ser manipulados experimentalmente, e identificar o sistema receptor sensorial correspondente.

TRANSMISSÃO E PROCESSAMENTO DE INFORMAÇÕES SENSORIAIS

Foi visto que uma grande variedade de informações externas podem ser recebidas por órgãos sensoriais. O que acontece a todas essas informações? Como são processadas?

Em cada caso, o órgão sensorial serve como um transdutor que converte o sinal externo em uma alteração do potencial de membrana da célula receptora, alteração essa conhecida como *potencial receptor*.

Informações sobre a intensidade do estímulo

No capítulo 11, foi verificado que um potencial de ação é sempre da mesma magnitude, independentemente da intensidade do estímulo que o produz, uma vez que o limiar tenha sido ultrapassado. Se os potenciais de ação são sempre da mesma magnitude, como é possível que conduzam informações acerca de variações na intensidade do estímulo – informações que evidentemente são do maior interesse?

A resposta reside no fato de que uma alteração na frequência dos potenciais de ação no axônio pode ser

utilizada como um indicador da intensidade do estímulo. Isso está ilustrado na figura 13.21, que mostra que um mecanorreceptor de pressão no dedo de uma pessoa responde a um aumento na intensidade do estímulo, aumentando a frequência dos potenciais de ação no seu axônio. Este receptor específico tinha um limiar de cerca de 0,2 g e, conseqüentemente, não apresentou resposta a uma força de 0,5 g. Uma força de 0,6 g, entretanto, forneceu uma resposta clara, cuja frequência aumentou com a aplicação de forças progressivamente maiores. Pode-se dizer, portanto, que a magnitude de um estímulo sensorial é codificada e transmitida como um sinal de *frequência modulada*.

Algumas células receptoras exibem *atividade espontânea*: elas produzem potenciais de ação e impulsos nervosos na ausência de estímulo. À primeira vista, isso pode parecer insignificante e contraproducente; na realidade, apresenta vantagens importantes.

A conseqüência mais importante é o aumento da *sensibilidade* do receptor. Um estímulo pouco intenso – que por si só não causa uma despolarização – aumenta a taxa de descarga de impulsos. Isso significa que não existe um estímulo sublimiar, pois qualquer pequeno aumento no estímulo, altera a frequência de descarga.

A outra vantagem da atividade espontânea do receptor é que uma alteração em qualquer direção pode ser codificada. Considere, por exemplo, o receptor de radiação infravermelha da cascavel; em um ambiente completamente uniforme, o receptor exibe atividade espontânea, e uma pequena alteração na radiação ambiental, em qualquer direção, pode ser codificada como uma alteração na frequência. A sensibilidade do sistema é alta o suficiente de modo que ele responderá toda vez que a cascavel defrontar-se com uma superfície adequada com uma temperatura de 0,1°C, acima ou abaixo da anterior (Bullock e Diecke, 1956). Dessa maneira, a atividade espontânea não apenas põe em funcionamento um sistema altamente sensível, mas também permite a determinação da polaridade de uma dada alteração.

Alguns princípios básicos podem ser sumarizados:

1. Os órgãos sensoriais servem como transdutores, em que os sinais externos geram potenciais receptores.
2. As informações são transmitidas em nervos sensoriais como potenciais de ação.

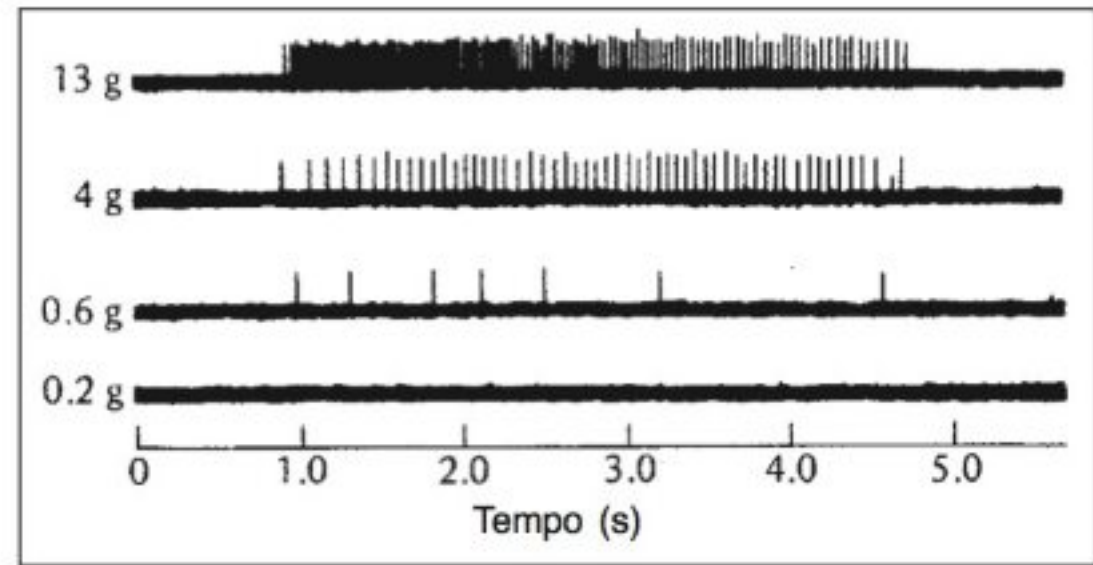


Fig. 13.21 Potenciais de ação registrados a partir de um único mecanorreceptor sensível à pressão da mão humana. Uma barra de plástico de 1 mm de diâmetro foi pressionada contra a pele, com a força indicada em cada registro. Este receptor não respondeu a alterações de temperatura (ou seja, era um mecanorreceptor específico) (Hensel e Boman, 1960).

3. Os potenciais de ação em todos os nervos sensoriais são da mesma natureza e magnitude.
4. A magnitude dos potenciais de ação não é influenciada pela intensidade do estímulo.
5. A intensidade do estímulo é codificada pela modulação da frequência dos potenciais de ação.

A seguir, será examinado como as informações sensoriais são processadas.

Seleção e processamento de informações

Se todas as informações disponíveis aos órgãos sensoriais fossem transmitidas ao sistema nervoso central, o volume de sinais seria excessivo e provavelmente impossível de gerenciá-los. Entretanto, grande parte da triagem, filtração e processamento ocorre antes dos sinais serem transmitidos, iniciando no neurônio sensorial e continuando, nos vários níveis, em direção ao cérebro. As redes de filtração deixam passar adiante apenas porções selecionadas das informações que recebem. Além disso, realizam determinadas etapas de processamento que melhoram a informação transmitida aos níveis superiores. Esses princípios serão discutidos, utilizando-se o processamento das informações visuais como exemplo.

Apesar da complexidade do sistema visual, o processamento dos sinais nesse sistema é melhor compreendido que nos outros sentidos complexos. Há diversas razões para isso. Uma delas é que os estímulos artificiais (luz) podem ser direcionados, cronometrados e quan-

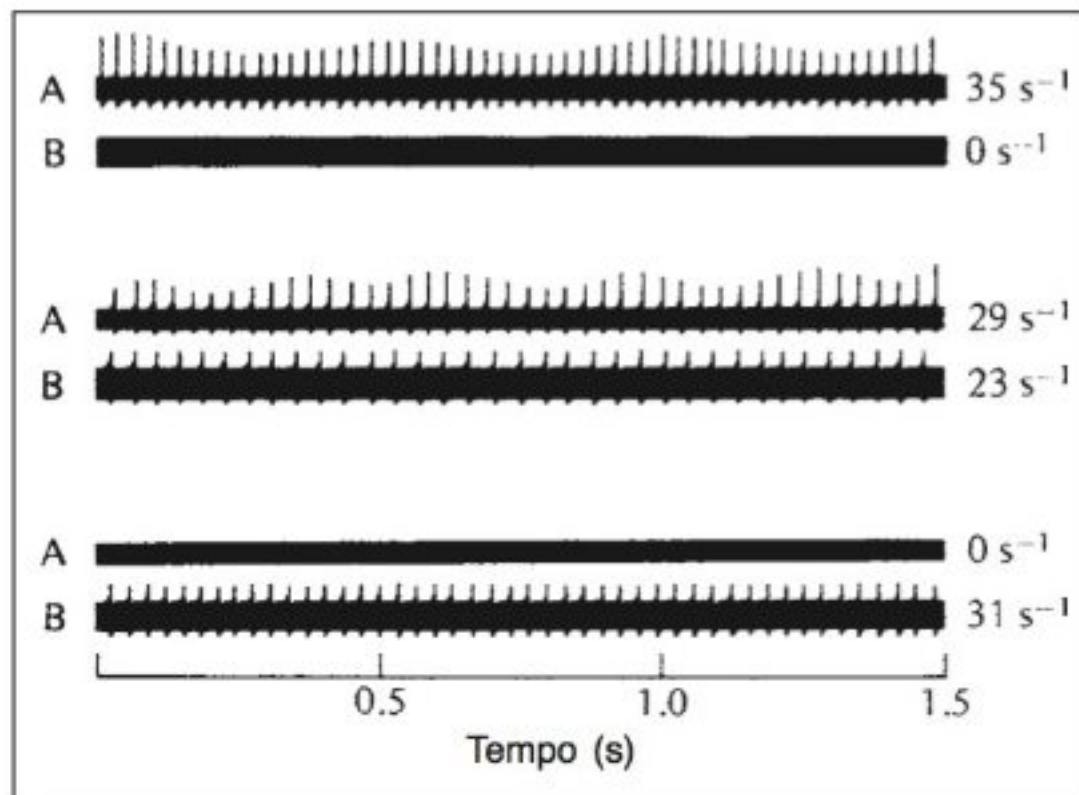


Fig. 13.22 Potenciais de ação registrados simultaneamente em dois omatídios adjacentes, A e B, no olho composto do límulo *Limulus*. A taxa de disparo está indicada à direita de cada registro. Acima: iluminação somente do omatídio A. Centro: iluminação de A e B, resultando em inibição lateral (ver texto). Abaixo: iluminação somente de B (Hartline e Ratliff, 1957).

tificados com grande precisão. A outra diz respeito à utilização do olho composto de artrópodos como material experimental, pois a estrutura dele permite acesso direto a unidades receptoras sensoriais isoladas. Entretanto, mesmo o sinal complexo processado pelo olho de vertebrados é surpreendentemente bem compreendido.

Inibição lateral

O límulo, *Limulus*, possui um olho composto no qual unidades receptoras individuais podem ser estimuladas diretamente por um fino feixe de luz. É também possível registrar os impulsos da fibra do nervo óptico que está conectada com o receptor específico em questão. Verifica-se que os sinais no axônio não representam completamente o estímulo; o padrão também depende da quantidade de luz incidente sobre outras unidades receptoras. Isso ocorre porque cada receptor vi-

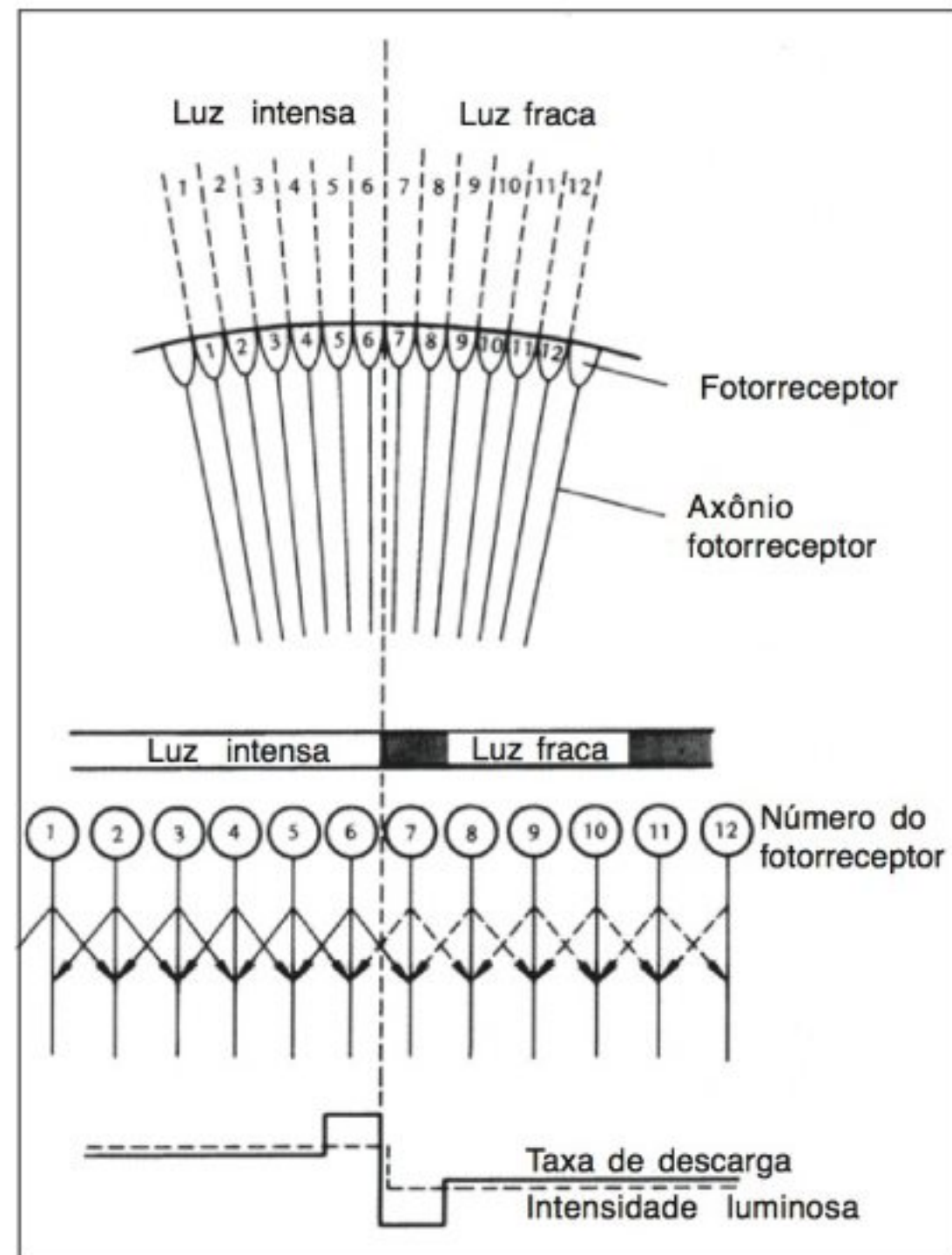


Fig. 13.23 Diagrama demonstrando que a inibição lateral enfatiza o efeito na zona de transição. Para mais detalhes, ver texto.

sual está conectado aos receptores adjacentes. Essa característica, conhecida como *inibição lateral*, enfatiza o contraste entre as quantidades de luz que incidem sobre dois receptores adjacentes.

Faz-se necessário um esclarecimento complementar. A figura 13.22 mostra os registros de duas unidades receptoras adjacentes do olho do *Limulus*. O registro superior representa os disparos regularmente espaçados, quando um receptor isolado (A) foi estimulado. A taxa de disparos foi de 35 impulsos por segundo. Quando o receptor adjacente (B) foi também estimulado, a taxa de disparos na unidade A diminuiu para 29 impulsos por segundo. A unidade B foi igualmente influenciada pelo seu vizinho A, pois quando foi interrompida a estimulação de A, a taxa de disparos do receptor B aumentou de 23 para 31 impulsos por segundo. Portanto, houve uma inibição lateral mútua entre essas duas unidades.

O efeito da inibição lateral pode ser entendido pelo diagrama da figura 13.23. Considere 12 unidades estimuladas por uma luz uniforme com duas intensidades, havendo uma transição abrupta entre as unidades 6 e 7. Neste sistema, as unidades 2, 3, 4 e 5 fazem limite com unidades que recebem luz intensa e estão, portanto, sujeitas à inibição lateral. A unidade 6, entretanto, não está sujeita ao mesmo grau de inibição lateral da unidade 7, que está dentro da zona estimulada por luz fraca. Conseqüentemente, sua frequência de disparos é mais elevada.

A seguir, considere as unidades estimuladas com luz fraca, em que os receptores 8, 9, 10 e 11 sofrem a mesma pequena quantidade de inibição lateral. A unidade 7, entretanto, é inibida pelo receptor adjacente 6, que recebe luz intensa e, portanto, apresenta disparos com uma frequência mais baixa que os outros receptores que recebem luz fraca. O efeito global é o realce da transição entre receptores iluminados por luz fraca e intensa. Como consequência, as mensagens no nervo óptico fornecem um quadro correto das margens, porém, com um contraste realçado entre as duas zonas.

Um outro aspecto da recepção visual deve ser enfatizado antes de prosseguirmos na análise do olho de vertebrados. Observou-se que na vieira (*Pecten*), que possui olhos formadores de imagem bem desenvolvidos ao longo da margem do manto, a retina apresenta duas camadas. Uma camada, como esperado, responde à luz como um estímulo normal, a outra, entretanto, comporta-se de modo diferente; não responde ao aumento da luminosidade mas é sensível apenas a uma redução na intensidade da luz. A importância desse fenômeno pode, facilmente, ser imaginada. Quando uma sombra surge de modo repentino sobre um animal, em geral, significa a aproximação de um predador, e neste caso, uma diminuição na intensidade do estímulo é muito mais importante para o animal do que qualquer outra informação.

Estamos agora mais familiarizados com dois aspectos relativamente simples, porém importantes, dos sistemas visuais: a amplificação dos efeitos nas zonas de transição e a importância das áreas escuras nos campos visuais.

Processamento de informações

Olho da rã. A retina da rã não possui fóvea central* e os cones e bastonetes estão distribuídos uniformemente, de modo que a estrutura da retina é idêntica

em toda sua extensão. Os fotorreceptores estão conectados a vários tipos de neurônios localizados na retina em vários níveis.

Apenas serão considerados os neurônios que são conhecidos como *células ganglionares*, cujos axônios formam o nervo óptico. Existem cerca de meio milhão dessas células ganglionares, um número que corresponde a aproximadamente o número de fibras no nervo óptico (Maturana, 1959). Entretanto, há mais de um milhão de células receptoras (bastonetes e cones) na retina. É claro que o nervo óptico não consegue transmitir um quadro completo, ponto por ponto, da imagem que cai na retina; a analogia entre a retina e o filme fotográfico em uma câmera não é inteiramente válida, pois é necessário haver alguma discriminação ou processamento, antes que os sinais sejam enviados ao cérebro.

As fibras no nervo óptico podem ser divididas em cinco diferentes classes, com base nas respostas das células ganglionares, que foram claramente identificadas, pois respondem diferentemente a tipos específicos de estimulação da retina. Algumas fibras respondem apenas ao início da iluminação, e são denominadas *fibras on*. Outras fibras respondem apenas ao término de um estímulo luminoso e são denominadas *fibras off*. Há ainda outras fibras que respondem ao início e ao término do estímulo luminoso e são chamadas de *fibras on-off*. A resposta dessas fibras a movimentos sobre a retina de uma figura linear é pronunciada e elas podem, por esse motivo, ser também chamadas de *detectores de bordas móveis*.

Há também fibras que respondem à presença de uma borda fina no campo visual, estacionária ou em movimento. Esses *receptores de bordas* diferem das *fibras on-off*. Por fim, há fibras que poderiam ser chamadas de *detectores de pequenos insetos*, pois respondem a pequenos objetos móveis e escuros, mas não a grandes objetos escuros ou imóveis. As duas últimas categorias não respondem a alterações da intensidade luminosa global, mesmo que se acenda ou apague a luz (Fig. 13.24).

Pode-se verificar que a retina da rã pode realizar

* No olho de mamíferos, uma área central pequena da retina, a *fovea centralis*, contém apenas cones. É a região de maior acuidade visual sob luz intensa, mas, devido à ausência de bastonetes, a fóvea é insensível à luz fraca.

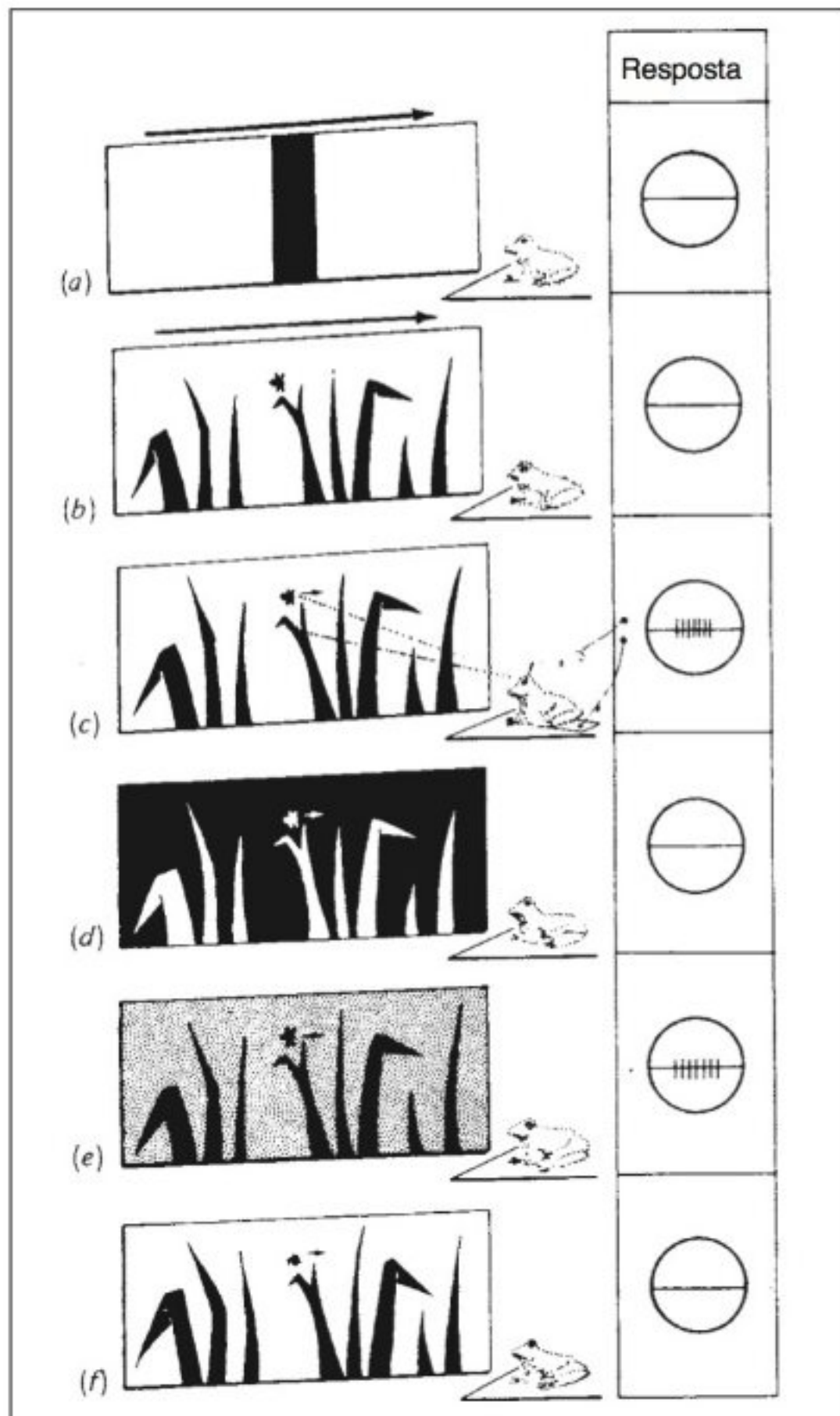


Fig. 13.24 No olho de uma rã, um alto grau de processamento e filtração de informações ocorre na retina. As várias fibras no nervo óptico transmitem tipos diferentes de informação. Determinadas fibras não respondem ao movimento de grandes objetos (a), aos movimentos de todo o campo visual (b), ou à luz *on* e *off*. Respondem a pequenos objetos em movimento, se forem mais escuros que o fundo (c), mas não, se forem mais claros (d). A resposta independe do grau de iluminação (e) e não há resposta ao movimento de objetos com bordas indefinidas (f). (Bullock e Horridge, 1965. Cortesia de T. H. Bullock e G. A. Horridge e W. H. Freeman e grupo. Copyright © 1965.)

uma boa parte da análise dos sinais visuais antes que as informações sejam transmitidas ao nervo óptico e se examinarmos este fato, tendo em vista o que deve ser importante para a rã, o sistema faz sentido.

Do ponto de vista da rã, os insetos dos quais se alimenta são alguns dos objetos mais relevantes na sua vida. Portanto, um pequeno objeto escuro é importante, particularmente se ele se mover e a rã estiver equipada para responder especificamente a esse estímulo por meio das fibras detectoras de insetos pequenos. Pequenos objetos imóveis, como manchas, sombras ou pedregulhos, não são de especial interesse e informações desse tipo não atingem aquela parte do sistema designada a fornecer uma rápida resposta quando se trata de uma presa viva. Portanto, o processamento mais significativo dos sinais relacionados ao alimento ocorre na retina. O resultado desse processamento é transmitido como informações especializadas ao sistema nervoso central (Lettvin e col., 1961). Não serão discutidos os detalhes dos outros tipos de sistemas de detecção da retina, mas, ao invés disso, será abordado o sistema visual de mamíferos.

Processamento na retina. O olho de um gato, e de muitos outros mamíferos, tem cerca de 100 milhões de células receptoras na retina. O nervo óptico contém em torno de 1 milhão de axônios. Tais fatos imediatamente informam que o cérebro não pode receber informações separadas de cada uma das células receptoras. Grande parte da seleção e processamento ocorre antes que a informação seja enviada ao sistema nervoso central.

Apesar da complexidade, o que ocorre no sistema óptico dos mamíferos é razoavelmente bem conhecido. De forma simplificada, pode-se considerar a transmissão como ocorrendo em seis níveis: três na retina ocular, um no corpo geniculado lateral do cérebro e dois no córtex visual cerebral (Fig. 13.25).

Com base nesses níveis, examinemos o processamento que ocorre antes que a informação atinja o córtex visual, que, por sua vez, está em associação com outras partes do sistema nervoso central.

Os três níveis de processamento na retina dos vertebrados são: (1) absorção de quanta de luz pelas células receptoras e uma modificação no seu potencial de membrana (sempre uma hiperpolarização), (2) transmissão da alteração do potencial a uma camada com-

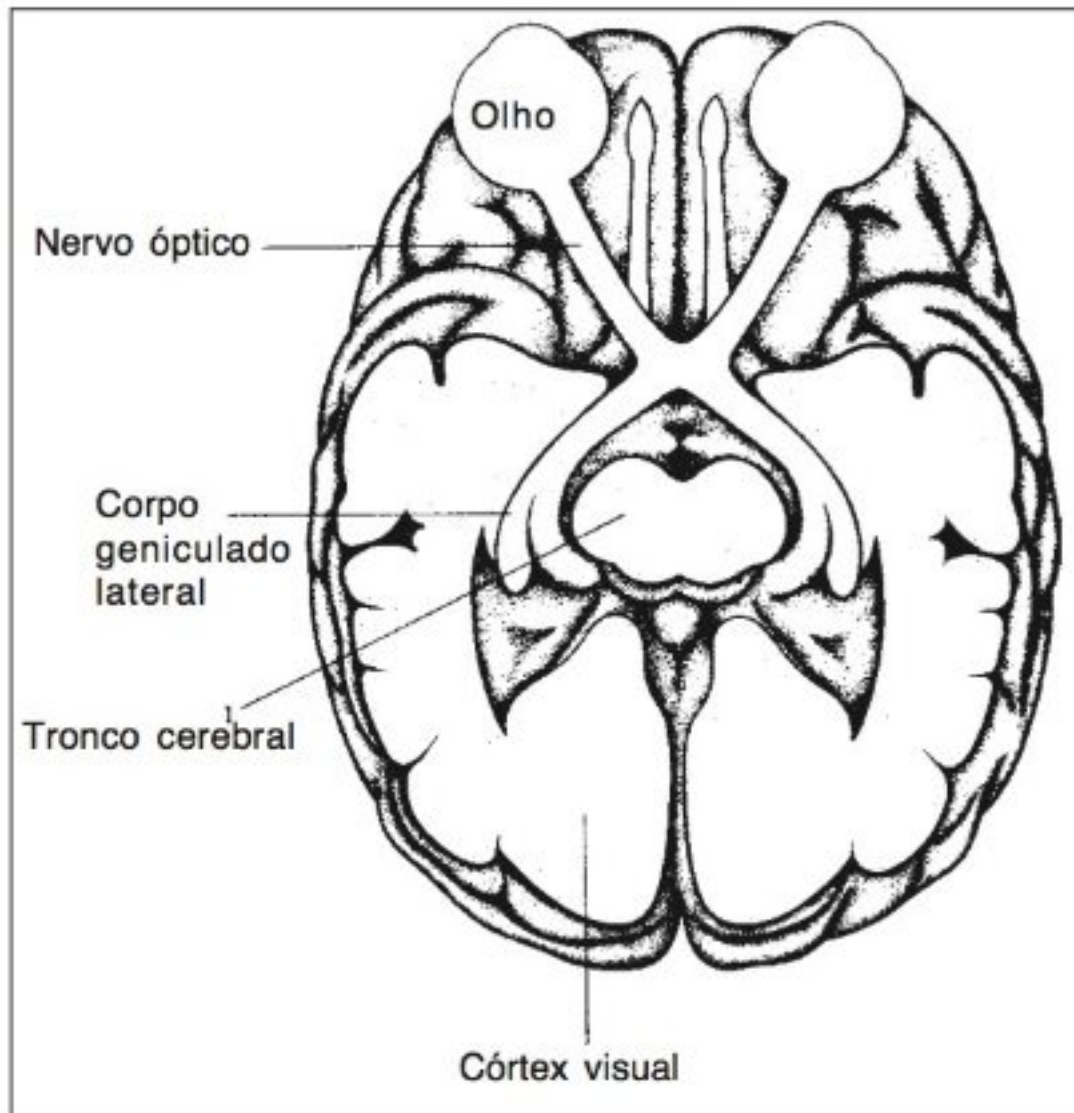


Fig. 13.25 Diagrama do cérebro humano (vista ventral), indicando a principal via entre o olho e o córtex visual.

plexa de neurônios que realiza grande parte do processamento e (3) transmissão das informações processadas às células ganglionares, os neurônios cujos axônios formam o nervo óptico.

A forma como a retina organiza as informações recebidas pelas células receptoras, cones e bastonetes, foi estudada com sucesso em uma salamandra aquática dos Estados Unidos (*Necturus maculosus*). Isso se deve ao fato dos neurônios da retina neste animal serem muito maiores que em outros vertebrados e, por esse motivo, microeletrodos podem ser inseridos em neurônios isolados. Após a realização do registro, uma pequena quantidade de corante é injetada através do microeletrodo oco, de modo que a célula, a partir da qual se realizou o registro, possa mais tarde ser identificada ao microscópio (Werblin e Dowling, 1969).

É importante lembrar que há cem vezes menos células ganglionares e fibras no nervo óptico que nas células receptoras. Como existem mais de 100 células receptoras para cada célula ganglionar, cada célula ganglionar deve receber informação de um grande número

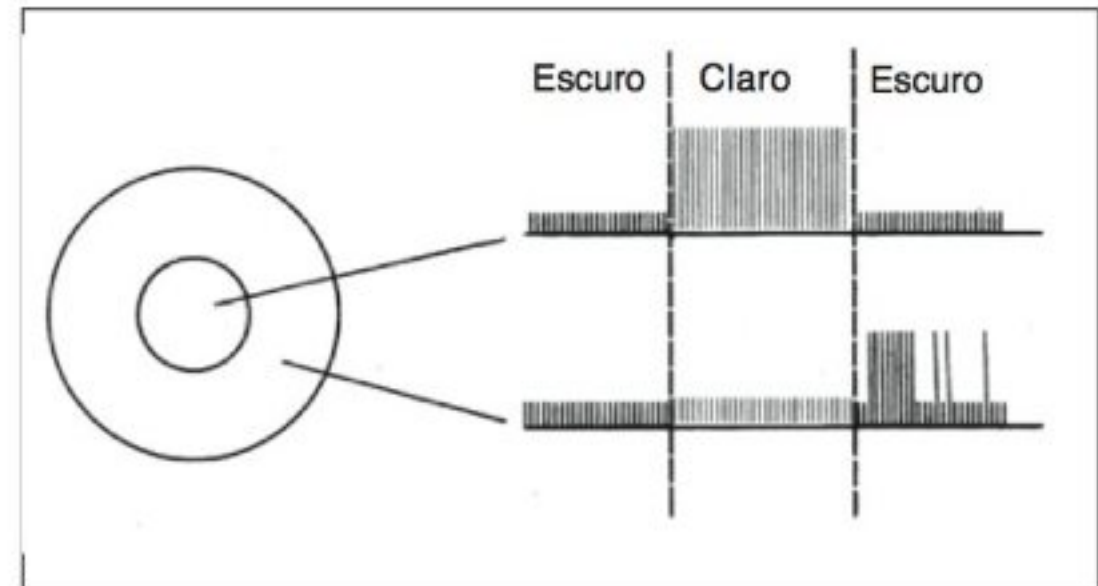


Fig. 13.26 Potenciais de ação de uma célula ganglionar da retina. Quando um pequeno sinal luminoso incide sobre uma célula receptora *on*, no centro de um campo receptivo, a célula ganglionar dispara uma rápida série de impulsos (traçado superior). Se um sinal luminoso incidir sobre a região adjacente *off*, a célula ganglionar não responderá enquanto houver atividade luminosa, porém, disparará quando a luz for atenuada (traçado inferior) (Kuffler, 1953).

de células receptoras. Esse grupo de células receptoras forma um *campo receptivo*, que designa a região da retina com a qual uma determinada célula ganglionar está conectada.

Uma das características mais surpreendentes das células ganglionares é que são espontaneamente ativas. No escuro, enviam um fluxo contínuo de impulsos para o nervo óptico, a uma frequência de 20 a 30 impulsos por segundo. Há dois tipos de células ganglionares: em algumas, a incidência de luz sobre a retina causa um aumento na frequência de potenciais de ação; em outras, a luz causa redução da frequência.

Considere uma célula ganglionar que responda com uma frequência de disparos cada vez maior, uma *célula com centro on*. Ela responde melhor quando um pequeno foco de luz incide sobre o centro do campo receptor da célula ganglionar em questão (Fig. 13.26). Se o sinal luminoso cair dentro de um círculo concêntrico ao redor da região *on*, a célula ganglionar não responderá, até que a luz incidente seja interrompida. Em seguida, então, um trem de impulsos é disparado.

Se dois focos luminosos forem utilizados, um incidindo na região *on* e o outro na região ao redor, os disparos provenientes das duas regiões se tornarão reduzidos e o sinal emanado da célula ganglionar será menos intenso que aquele quando um único foco luminoso incide sobre a região *on*. Devido à inibição causada pela região ao redor da célula receptora *on*, essa região é denominada de *arredor inibitório*. O resultado dessa disposição é que a iluminação de um campo receptivo inteiro fornece uma resposta menos intensa que a obtida quando a região *on* é estimulada isoladamente e a inibição pode fazer com que não haja resposta alguma. Esse exemplo de inibição lateral parece similar ao discutido antes, em relação ao olho composto do *Limulus*.

O outro tipo de célula ganglionar apresenta um comportamento inverso. Em resposta a um foco de luz que incide no centro do seu campo receptivo, sua atividade diminui ou cessa. Ela é denominada *célula com centro off*. Sua atividade cessa em resposta à iluminação do centro do seu campo receptivo e não é influenciada ou aumentada quando os arredores são iluminados.

Podemos examinar agora a base para algumas das respostas mais interessantes e úteis do olho. A iluminação uniforme de toda a retina não causa nenhum efeito excepcional no número de impulsos das células ganglionares. Entretanto, um foco de luz que incide em um campo receptivo, exerce um efeito bastante pronunciado sobre a célula ganglionar correspondente e sobre a mensagem transmitida ao cérebro.

Até o momento, não foram discutidas as camadas de neurônios que formam as conexões entre as células receptoras e ganglionares. Esses neurônios podem ser divididos em três grupos principais: *células horizontais*, *bipolares* e *amácrinas* (Fig. 13.27).

Um fato curioso é que as células receptoras (cones e bastonetes) da retina de vertebrados nunca disparam potenciais de ação e sempre respondem à iluminação por meio de uma hiperpolarização (isto é, o potencial de membrana negativo torna-se mais negativo). As células receptoras conectam-se às células bipolares e horizontais; as células bipolares podem responder à hiperpolarização de uma célula receptora pelo aumento ou redução do potencial de membrana, dependendo de qual célula receptora foi estimulada. As células bipolares também recebem informações das células horizontais, que possuem extensos prolongamentos laterais e for-

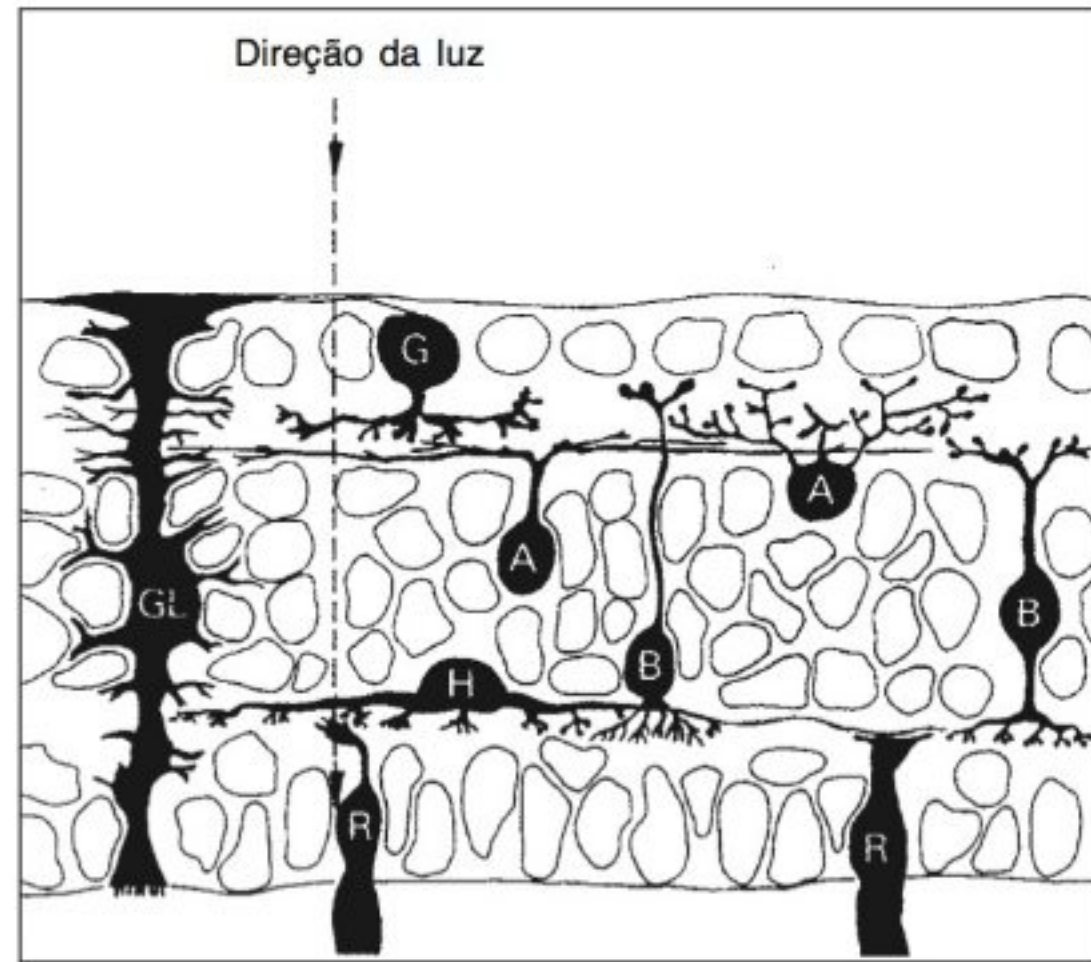


Fig. 13.27 Diagrama simplificado das conexões entre células receptoras (R), bipolares (B) e ganglionares (G) na retina ocular. Estão também representadas as células horizontais (H), amácrinas (A) e uma célula da glia ou de sustentação (GL). (Cortesia de John E. Dowling, Harvard University.)

mam uma rede que transmite informações da região ao redor. As células bipolares, à semelhança das células receptoras, não produzem potenciais de ação, porém, afetam as células ganglionares, diretamente ou por meio das células amácrinas. A resposta das células ganglionares é oposta à das células bipolares correspondentes: elas se despolarizam e produzem potenciais de ação quando as células bipolares são hiperpolarizadas, e tornam-se hiperpolarizadas quando as células bipolares estão despolarizadas (Fig. 13.28).

É evidente o significado da avaliação altamente complexa dos sinais. Não é de especial interesse registrar e informar o cérebro acerca da intensidade geral da luz uniforme; os detalhes de contraste de claro e escuro são muito mais importantes. Ocorre uma *destruição seletiva das informações*, realizada pelos olhos. Eles selecionam o tipo de informação a ser transmitida pelo nervo óptico, reduzindo, portanto, a carga de informações ao cérebro.

Processamento central

O quarto nível de processamento dos estímulos visuais no cérebro ocorre no corpo geniculado. Suas células correspondem aos campos receptivos da retina.

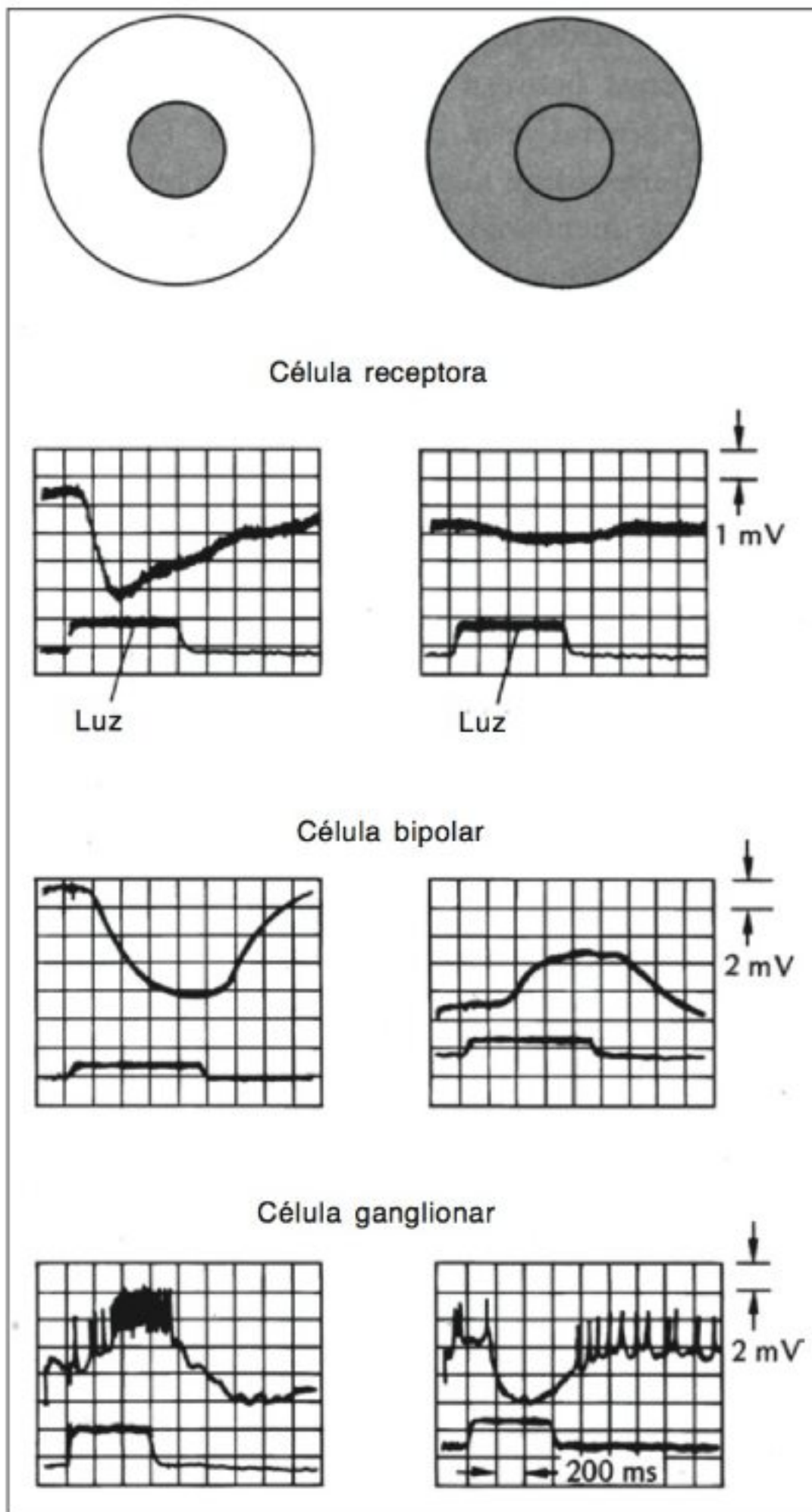


Fig. 13.28 Respostas das células da retina da salamandra aquática dos Estados Unidos à iluminação de uma pequena região da retina (à esquerda) e à iluminação da região ao redor (à direita). A resposta da célula receptora a um sinal luminoso é de hiperpolarização (mais negativa). A luz incidindo ao redor inibe a resposta à luz no centro. A célula bipolar (neste experimento) também hiperpolariza em resposta ao sinal, porém, despolariza discretamente em resposta à luz incidindo ao redor. A célula ganglionar responde ao foco de luz com um aumento da frequência de disparos de potenciais de ação e à luz incidindo ao redor com uma inibição; entretanto, após a cessação da iluminação, retomam os disparos. A duração do sinal luminoso (0,6 a 0,8 segundos) está indicada pelas faixas horizontais (Werblin e Dowling, 1969).

Elas possuem algumas características em comum com as células ganglionares da retina e atuam no sentido de ampliar o contraste entre pequenos focos de luz e alterações na iluminação difusa. Para os nossos propósitos, entretanto, o corpo geniculado deve ser considerado apenas como uma estação de relê, consistindo de conexões sinápticas entre o nervo óptico e o córtex visual cerebral.

Dos muitos tipos diferentes de células no *córtex visual*, serão discutidos apenas dois, as células simples e as complexas. As *células simples* respondem, essencialmente, a linhas de contraste, como faixas claras em um fundo escuro ou faixas escuras em um fundo claro, assim como a bordas nítidas de claro-escuro.

A resposta de uma dada célula simples a uma determinada faixa depende da orientação e posição da mesma dentro do campo receptor da retina. Por exemplo, se uma faixa vertical provocar uma resposta em uma dada célula simples do córtex visual, essa mesma célula não responderá se a faixa for inclinada em 10 ou 15°, ou se a faixa for ligeiramente deslocada de um lado a outro. Uma análise cuidadosa da retina, por meio de focos de luz minúsculos, demonstrou que as células simples respondem a disposições como as apresentadas na figura 13.29.

Como a resposta de uma determinada célula simples depende da orientação, assim como da posição de uma linha reta sobre a retina, ela constitui um filtro interno que remove ou destrói grande parte das informações, transmitindo somente informações especializadas acerca de certos tipos de linhas de contraste. Portanto, cada célula simples tem uma função específica. Ela mantém correspondência com uma porção restrita da retina e responde apenas a um tipo particular de informação que chega a essa região. Não há evidências de que na retina do gato exista uma orientação preferencial. Os campos receptivos podem apresentar todas as orientações possíveis, sem preferência por planos verticais, horizontais ou oblíquos.

As *células complexas* do córtex visual respondem, à semelhança das células simples, à orientação de um determinado estímulo. Se uma célula complexa responder a uma dada orientação de uma faixa luminosa sobre a retina, a rotação da faixa fará com que a célula cesse sua atividade. Entretanto, se a faixa mover-se sobre a retina, sem que ocorra mudança de orientação, a célula complexa continuará ativa. Isso pode ser mais

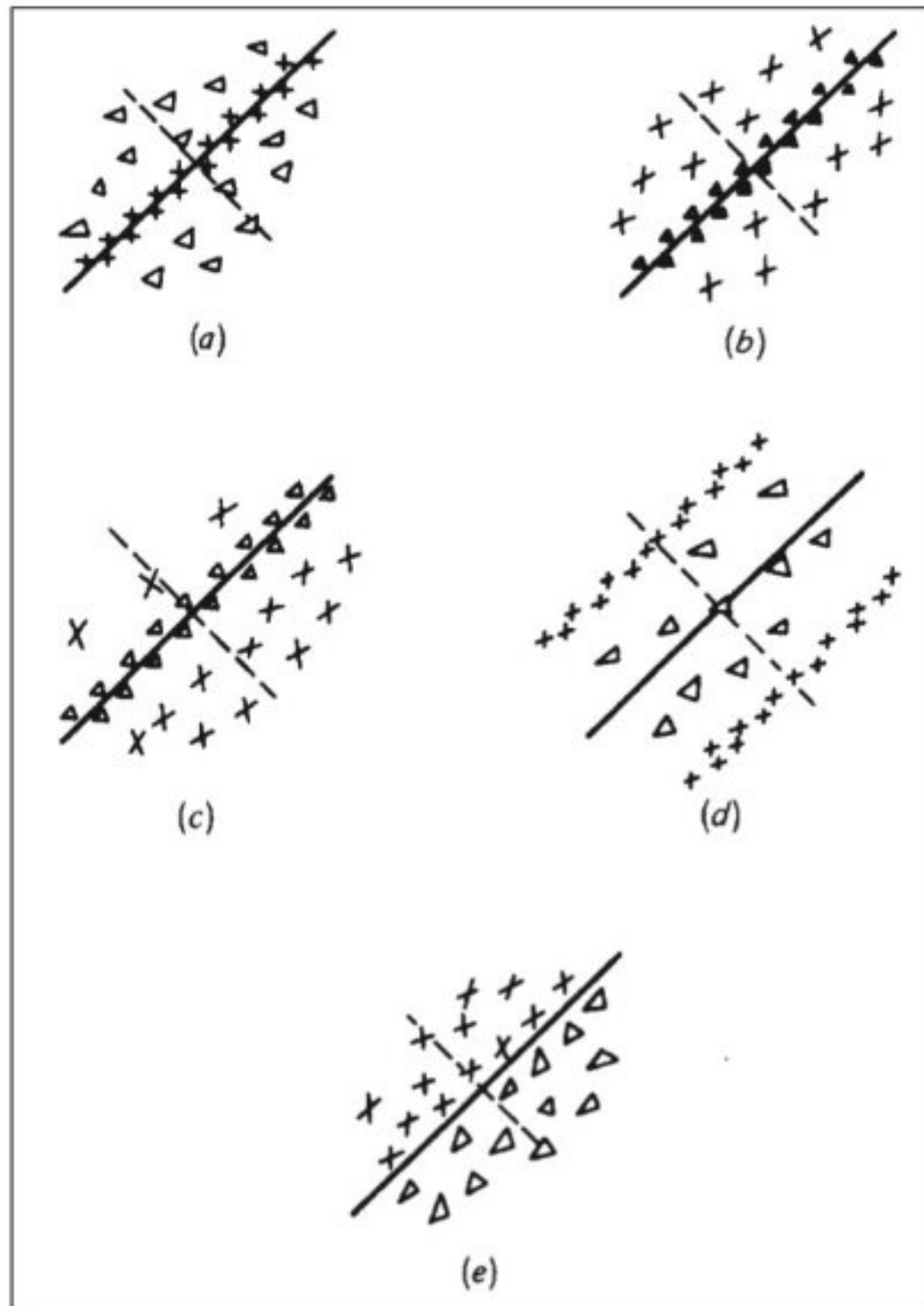


Fig. 13.29 Diferentes disposições dos campos receptivos do córtex visual. As regiões que fornecem uma resposta *on* estão indicadas por cruzes; as que propiciam uma resposta *off*, por triângulos. A orientação dos campos receptivos, seja do tipo *on* ou *off*, está indicada por linhas retas ao longo do centro do campo (Hubel e Wiesel, 1962).

facilmente explicado ao admitirmos que a célula complexa recebe informações de um grande número de células simples, que são do mesmo tipo geral e que têm a mesma orientação de seus campos. Isso requer uma enorme complexidade de conexões no córtex visual, porém, todas as evidências até agora obtidas demonstram que as células estão realmente localizadas nesses grupos anatomicamente bem definidos.

Podemos, agora, sumarizar as principais etapas do processamento das informações visuais. Há receptores do tipo *on* e *off*, que não enviam informações individual-

mente ao sistema nervoso central, mas estão dispostos em campos que rapidamente processam as informações acerca do contraste entre claro e escuro, em vez do nível geral de iluminação. Os vários níveis de neurônios de transmissão da retina selecionam as informações mais pertinentes e rejeitam as menos significativas.

A informação selecionada é transmitida para o corpo geniculado, que acentua a informação obtida a partir dos campos receptivos com “centros *on*” e “centros *off*”. O córtex visual, por fim, rearranja as informações provenientes do corpo geniculado, de modo que as linhas e contornos sejam selecionados para processamento adicional. No córtex, a primeira etapa (nas células simples) está relacionada à orientação de linhas; depois, as informações convergem para as células complexas e, em seguida, são transmitidas a outras partes do cérebro, para integração com o funcionamento geral do corpo.

O processamento e a seleção dos sinais sensoriais, realizados antes que os sinais sejam transmitidos ao sistema nervoso central, removem informações irrelevantes e reduz imensamente a carga sobre os sistemas de controle responsáveis por respostas adequadas e apropriadas. Adiante, será tratado um sistema de controle simples que pode servir como um exemplo de coordenação mais complexa.

Coordenação sensorial do músculo de vertebrados

Foi visto anteriormente que os músculos de crustáceos são controlados por um pequeno número de axônios (geralmente três a cinco). Os músculos de vertebrados, ao contrário, são inervados por um grande número de axônios, cada um ramificando-se em um pequeno número de fibras musculares (*unidade motora*). Essa diferença na inervação faz com que grande parte do controle dos músculos desses animais ocorra periféricamente, enquanto o músculo de vertebrados está essencialmente sob controle central, regulado por um sistema nervoso central altamente complexo.

A diferença é facilmente explicável, pois os axônios mielinizados permitem a transmissão rápida dos impulsos, sem um aumento desnecessário no diâmetro do axônio, e o grande número necessário de conexões pode estar contido em um nervo de tamanho moderado. Nos músculos de crustáceos, em contraste, a rápida condução requer um aumento substancial do tamanho da fi-

bra. Um controle central finamente graduado, que dependa de um grande número de fibras no nervo motor, não seria, portanto possível. Foi já descrita, no entanto, a maneira como os músculos de crustáceos estão sob controle preciso, embora possam receber não mais do que dois ou três axônios excitatórios e um ou dois inibitórios. A seguir, será analisado o controle do músculo de vertebrados.

A contração dos músculos de vertebrados está sob controle central e não há necessidade de axônios inibitórios diretamente no músculo para modificar a intensidade da contração.* O sistema muscular de vertebrados age sob o comando de um computador central que recebe uma grande quantidade de informações de várias fontes, incluindo uma parte muito importante, que é proveniente do sistema de retroalimentação dos próprios músculos. O desempenho admirável desse sistema será utilizado como um exemplo do que pode ser conseguido pelo controle e integração centrais.

O nervo que chega ao músculo de um vertebrado possui fibras que transmitem impulsos para estimular a contração. Além disso, contém outras fibras que transmitem informações sensoriais do músculo para o sistema nervoso central. Há dois tipos principais de fibras sensoriais (Fig. 13.30). Algumas são provenientes de pequenas unidades sensoriais localizadas nos tendões, os *órgãos tendinosos*, e outras, de um tipo especializado de fibra muscular, conhecidas como *fusos musculares*.

Os órgãos tendinosos parecem ser usados para percepção da deformação produzida pela tensão no tendão e para o fornecimento de informações acerca da força da contração muscular. Os fusos musculares, que serão discutidos mais detalhadamente, são usados para obter informações sobre comprimento, mas como será verificado, são ainda mais úteis no controle por retroali-

mentação da contração muscular. De fato, tem sido dito que os fusos musculares, próximos aos olhos e as orelhas, são os órgãos sensoriais mais complexos do organismo.

Usemos um diagrama bastante simplificado (Fig. 13.31). Um indivíduo pode facilmente, em resposta a uma carga constante, manter uma força constante em um músculo. Se uma carga adicional for acrescentada inesperadamente, causará um estiramento do músculo, que quase instantaneamente será compensado por um aumento da força de contração. Tal situação é ocasionada por um reflexo que se origina nos fusos musculares. Quando estirados, os fusos enviam impulsos à medula espinhal, onde as fibras sensoriais fazem sinapse com neurônios motores, que, por sua vez, causam uma contração suficiente no músculo para compensar o estiramento inicial.

Na realidade, mais de uma sinapse está geralmente envolvida e há conexões provenientes da medula espinhal que transmitem informações a diferentes níveis do sistema nervoso central, incluindo o cérebro. Entretanto, não há necessidade de nos preocuparmos com tal complexidade. O importante é que os fusos musculares servem para manter um comprimento muscular constante, frente às variações na carga – uma vantagem óbvia na coordenação de movimentos de todos os tipos.

Uma outra característica importante dos fusos musculares é que eles próprios são contráteis e inervados por axônios motores que são separados dos axônios que provocam a contração das fibras musculares comuns. A estrutura detalhada dos fusos musculares é importante (Fig. 13.30). Eles consistem de um feixe de algumas fibras musculares modificadas, denominadas *fibras musculares intrafusais* (do latim, *fusus* = fuso), que são contráteis; porém, no centro da fibra, o aparelho contrátil encontra-se ausente e a fibra possui terminações nervosas sensoriais que a envolvem.

Digamos que uma fibra intrafusar seja estimulada a contrair; sua região central será estirada, enviando um fluxo de impulsos para a medula espinhal. Esses impulsos, por sua vez, estimularão os neurônios motores, que responderão, enviando potenciais de ação ao nervo motor, causando a contração muscular. Quando a contração do músculo tiver atingido o mesmo nível que o da contração na fibra intrafusar, a região equatorial não mais será estirada e, portanto, deixará de emitir sinais.

* Embora os músculos esqueléticos de vertebrados aparentemente não tenham inervação inibitória, isso não é válido para os outros tipos de músculos de vertebrados. O coração, que é um músculo estriado, tem dupla inervação, tanto excitatória quanto inibitória. Todos os músculos lisos são inervados por fibras adrenérgicas e colinérgicas do sistema nervoso autônomo. Para alguns músculos lisos (p. ex., o músculo brônquico), as fibras adrenérgicas são inibitórias; para outros (músculo liso dos vasos sanguíneos), são excitatórias. Como as fibras colinérgicas são sempre antagonistas às fibras adrenérgicas, podem igualmente ser excitatórias ou inibitórias.

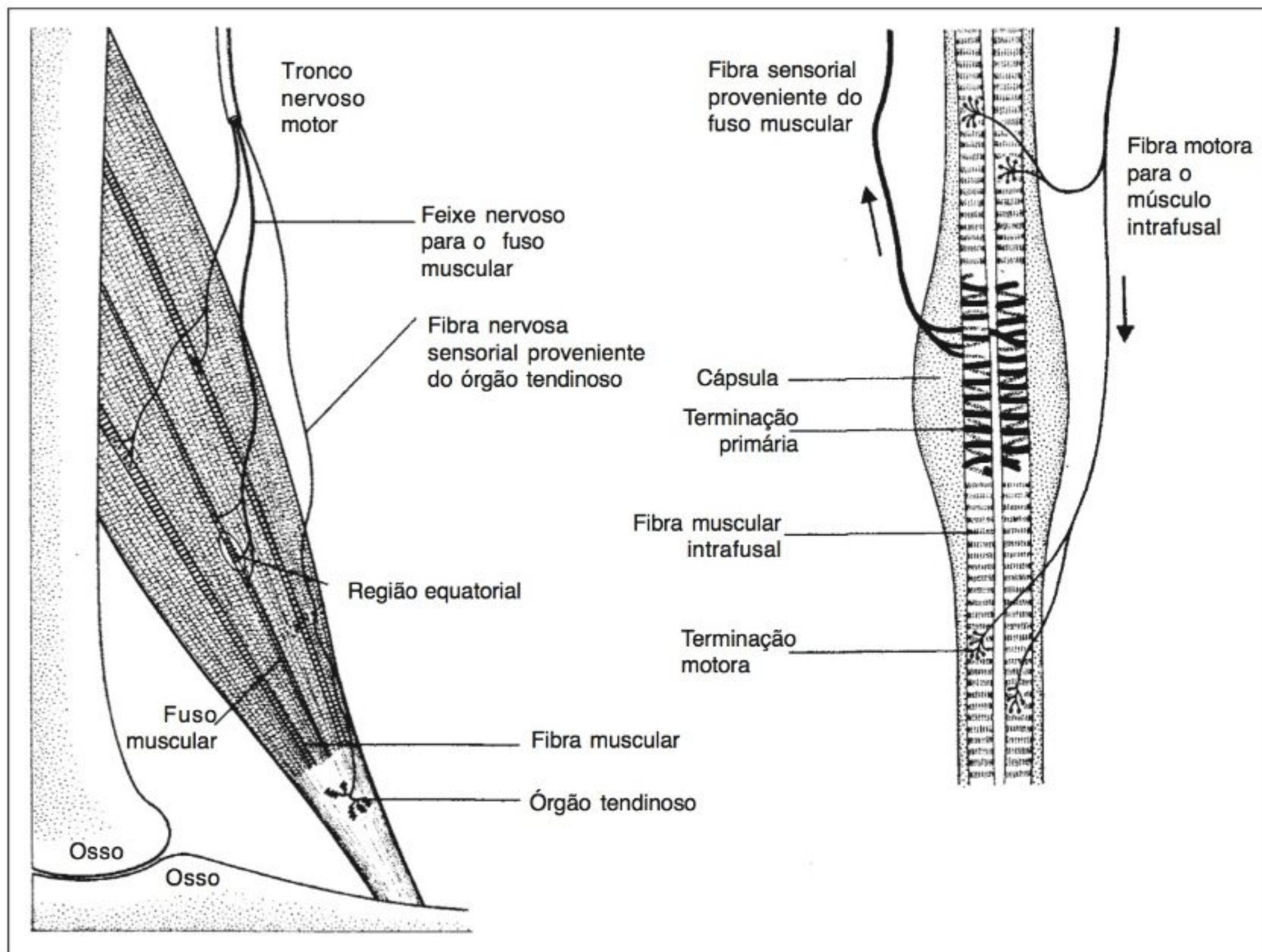


Fig. 13.30 Um músculo de vertebrado está equipado com órgãos sensoriais que transmitem informações ao sistema nervoso central. Os órgãos tendinosos fornecem informações a respeito da força de contração e os fusos musculares, acerca do comprimento muscular. Essa informação é usada como sinais de retroalimentação importantes para o controle preciso do músculo e da sua contração (Merton, 1972).

Esse sistema sofisticado, de certa forma, é análogo a um servossistema mecânico. Por exemplo, na transmissão de um automóvel pesado, um pequeno movimento do volante é usado para direcionar o motor que executa o duro trabalho de girar as rodas. Um servomecanismo não é nada mais que um controle automático de retroalimentação, no qual a variável controlada é a posição de um dispositivo mecânico. Tais sistemas são usados amplamente na elaboração de todos os tipos de processos de controle mecânico e industrial.

As características das fibras intrafusais proporcionam a existência de um mecanismo inteligente para a manutenção de uma velocidade graduada de contração contra uma carga variável. Se a contração de um determinado músculo for dirigida por uma contração lenta das fibras intrafusais, um aumento da carga muscular diminuirá apenas momentaneamente sua velocidade de contração. As fibras intrafusais continuarão a contrair à velocidade estabelecida, mas se o músculo executar o trabalho muito lentamente, devido à carga aumentada,

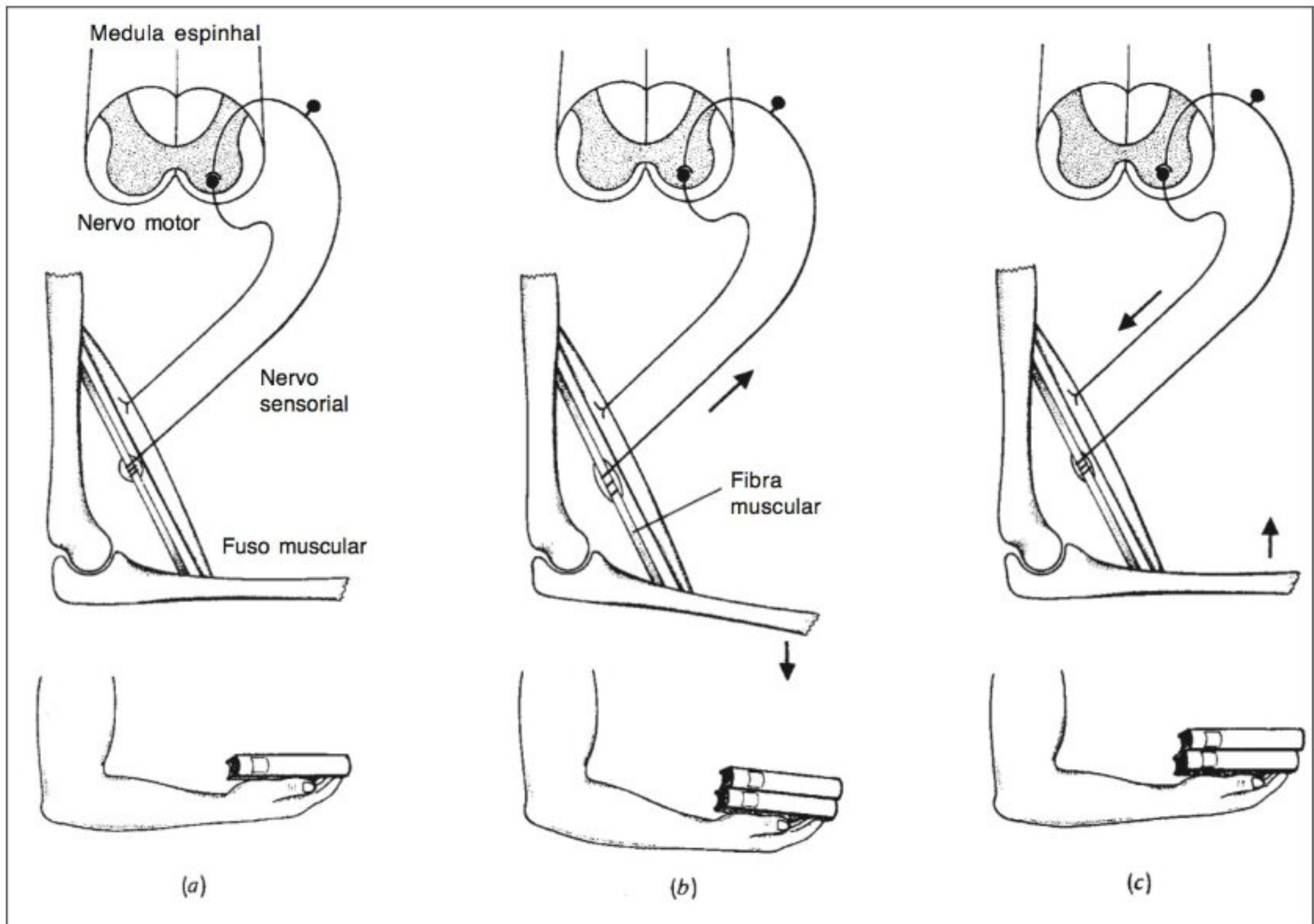


Fig. 13.31 Controle por retroalimentação da contração muscular. Uma carga constante em um músculo é equilibrada por uma força constante (a). Um aumento súbito da carga (b) estira o músculo; o fusso muscular envia sinais para a medula espinal, onde mais neurônios motores são excitados que, por sua vez, enviam impulsos de volta ao nervo motor, causando aumento da contração para equilibrar a carga (c) (Merton, 1972).

a região equatorial será estirada e enviará impulsos adicionais à medula espinal, que, por sua vez, fará aumentar a contração muscular. O resultado é uma compensação automática para acréscimos ou decréscimos na carga que ocorrem durante a contração muscular.

Quando nos voltamos para a questão de como os músculos são usados nos movimentos dos membros, verificamos a necessidade da existência de um controle adicional. Os músculos que servem para a manutenção da postura, normalmente mantêm algum grau de contração, caso contrário, o corpo desabaria, como quando um indivíduo desmaia. Portanto, para movimentar um membro, não é suficiente que um determinado conjun-

to de músculos contraia; é também necessário que os músculos antagonistas relaxem. Isso é conseguido por meio de um mecanismo reflexo relativamente simples, apresentado de forma esquemática na figura 13.32.

Suponha que a estimulação dos fusos musculares em um músculo A promova a sua contração. As informações sobre essa contração são recebidas por certos neurônios na medula espinal, chamados *interneurônios*,* que agem inibindo outros neurônios. As vias es-

* Neurônios cujos axônios não ultrapassam os limites do sistema nervoso central são conhecidos com *interneurônios*. Eles podem ser tanto excitatórios como inibitórios.

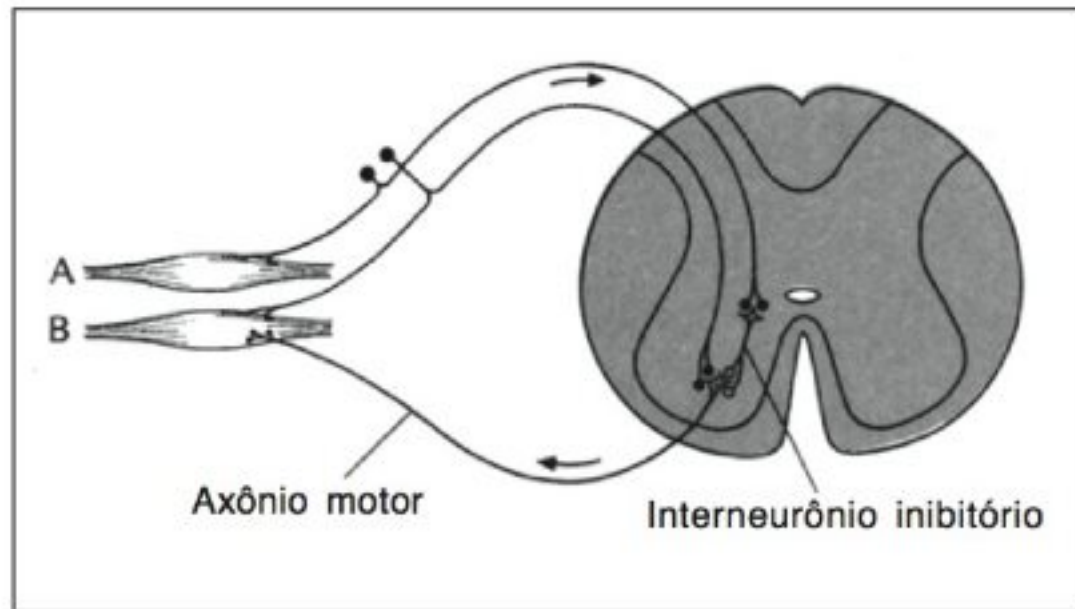


Fig. 13.32 Quando dois músculos antagonistas (A e B) participam da movimentação de um membro, a contração do músculo A resulta em impulsos que são enviados à medula espinhal. Neste caso, um interneurônio inibitório, pela inibição do neurônio motor apropriado, causa o relaxamento do músculo antagonista (B).

tão dispostas de tal maneira que esses *interneurônios inibitórios* causam a inibição de neurônios motores do músculo antagonista (B). A ação recíproca dos músculos antagonistas, com um relaxando enquanto o outro contrai, é, do ponto funcional, muito útil e não poderia ocorrer sem o auxílio de neurônios inibitórios ou outro tipo de inibição.

Além do controle dos músculos antagonistas, a inibição serve para outros propósitos importantes. Por exemplo, se um músculo contraído for estirado com muita força, os órgãos tendinosos serão ativados e enviarão impulsos que atingirão os interneurônios inibitórios na medula espinhal, causando a inibição da contração do músculo que está sendo estirado; a resistência ativa ao estiramento é desta forma diminuída. Esse reflexo contribui para a proteção dos músculos contra ruptura, quando recebem, repentinamente, uma carga. Sem essa proteção, haveria muito mais “estiramentos musculares” do que se observa normalmente.

A integração dos movimentos musculares na locomoção é mais complexa que a descrita nos exemplos acima mencionados. Depende de diversos comandos provenientes do cérebro e de informações recebidas de órgãos sensoriais, como olhos, orelhas, pele e assim por diante. O sistema nervoso central é um sistema de controle altamente intrincado que atua sobre as informações e sinais de retroalimentação provenientes de muitas fontes.

REFERÊNCIAS

- Atema, J. (1971) Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain Behav. Evol.* 4:273–274.
- Barrett, R., Maderson, P. F. A., and Meszler, R. M. (1970) The pit organs of snakes. In *Biology of the Reptilia*, vol. II (C. Gans and T. S. Parsons, eds.), pp. 277–300. London: Academic Press.
- Blakemore, R. (1975) Magnetotactic bacteria. *Science* 190:377–379.
- Blakemore, R. P., Frankel, R. B., and Kalmijin, A. J. (1980) South-seeking magnetotactic bacteria in the southern hemisphere. *Nature, Lond.* 286:384–385.
- Bleckmann, H., and Schwartz, E. (1982) The functional significance of frequency modulation within a wave train for prey localization in the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus* (Cyprinodontidae). *J. Comp. Physiol.* 145:331–339.
- Boeckh, J., Kaissling, K.-E., and Schneider, D. (1960) Sensillen und Bau der Antennengeißel von *Telea polyphemus* (Vergleiche mit weiteren Saturniden: *Antheraea*, *Platysamia* und *Philosamia*). *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 78:559–584.
- Bowmaker, J. C., and Dartnall, H. J. A. (1980) Visual pigments of rods and cones in a human retina. *J. Physiol.* 298:501–511.
- Brown, P. K., and Wald, G. (1964) Visual pigments in single rods and cones of the human retina. *Science* 144:45–52.
- Budelmann, B. U., and Bleckmann, H. (1988) A lateral line analogue in cephalopods: water waves generate microphonic potentials in the epidermal head lines of *Sepia* and *Loliguncula*. *J. Comp. Physiol. A* 164:1–5.
- Bullock, T. H., and Cowles, R. B. (1952) Physiology of an infrared receptor: The facial pit of pit vipers. *Science* 115:541–543.
- Bullock, T. H., and Diecke, F. P. J. (1956) Properties of an infra-red receptor. *J. Physiol.* 134:47–87.
- Bullock, T. H., Hamstra, R. H., Jr., and Scheich, H. (1972) The jamming avoidance response of high frequency electric fish. 1. General features. *J. Comp. Physiol.* 77:1–22.
- Bullock, T. H., and Horridge, G. A. (1965) *Structure and Function in the Nervous System of Invertebrates*, vols. 1 and 2. San Francisco: Freeman. 1719 pp.
- Cahn, P. H. (ed.) (1967) *Lateral Line Detectors*. Bloomington: Indiana University Press. 496 pp.
- Caprio, J. (1977) Electrophysiological distinctions between the taste and smell of amino acids in catfish. *Nature, Lond.* 266:850–851.
- Chen, D. M., and Goldsmith, T. H. (1986) Four spectral classes of cone in the retinas of birds. *J. Comp. Physiol. A* 159:473–479.

- Crescitelli, P., and Dartnall, H. J. A. (1953) Human visual purple. *Nature, Lond.* 172:195–197.
- Dijkgraaf, S. (1963) The functioning and significance of the lateral-line organs. *Biol. Rev.* 38:51–105.
- Dijkgraaf, S., and Kalmijn, A. J. (1963) Untersuchungen über die Funktion der Lorenzinischen Ampullen an Haifischen. *Z. Physiol.* 47:438–456.
- Elepfandt, A. (1986) Wave frequency recognition and absolute pitch for water waves in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J. Comp. Physiol.* 158:235–238.
- Emlen, S. T., Wiltschko, W., Demong, N. J., Wiltschko, R., and Bergman, S. (1976) Magnetic direction finding: Evidence for its use in migratory indigo buntings. *Science* 193:505–508.
- Enright, J. T. (1963) Estimates of the compressibility of some marine crustaceans. *Limnol. Oceanogr.* 8:382–387.
- Erulkar, S. D. (1972) Comparative aspects of spatial localization of sound. *Physiol. Rev.* 52:237–360.
- Flock, A. (1971) Sensory transduction in hair cells. In *Handbook of Sensory Physiology*, vol. 1, *Principles of Receptor Physiology* (W. R. Lowenstein, ed.), pp. 396–441. Berlin: Springer-Verlag.
- von Frisch, K. (1948) Gelöste and ungelöste Rätsel der Bienensprache. *Naturwissenschaften* 35:38–43.
- Fromme, H. G. (1961) Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Kleinvögel (*Erithacus rubecula*, *Sylvia communis*). *Z. Tierpsychol.* 18:205–220.
- Fuzessery, Z. M., Carr, W. E. S., and Ache, B. W. (1978) Antennular chemosensitivity in the spiny lobster, *Panulirus argus*: Studies of taurine sensitive receptors. *Biol. Bull.* 154:226–240.
- Gamow, R. I., and Harris, J. F. (1973) The infrared receptors of snakes. *Sci. Am.* 228:94–101.
- Garstang, M., Larom, D., Raspel, R., and Lindeque, M. (1995) Atmospheric controls on elephant communication. *J. Exp. Biol.* 198:939–951.
- Goris, R. C., and Terashima, S. (1973) Central response to infra-red stimulation of the pit receptors in a crotaline snake, *Trimeresurus flavoviridis*. *J. Exp. Biol.* 58:59–76.
- Gould, E., Negus, N. C., and Novick, A. (1964) Evidence for echo location in shrews. *J. Exp. Zool.* 156:19–39.
- Gregory, J. E., Iggo, A., McIntyre, A. K., and Proske, U. (1987) Electoreceptors in the platypus. *Nature, Lond.* 326:386–387.
- Griffin, D. R. (1953) Acoustic orientation in the oil bird, *Steatornis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 39:884–893.
- Griffin, D. R. (1954) Bird sonar. *Sci. Am.* 190:78–83.
- Griffin, D. R. (1958) *Listening in the Dark: The Acoustic Orientation of Bats and Men*. New Haven, Conn.: Yale University Press. 413 pp.
- Harris, J. F., and Gamow, R. I. (1971) Snake infrared receptors: Thermal or photochemical mechanism? *Science* 172:1252–1253.
- Hartline, H. K., and Ratliff, F. (1957) Inhibitory interaction of receptor units in the eye of *Limulus*. *J. Gen. Physiol.* 40:357–376.
- Hartline, P. H. (1971) Physiological basis for detection of sound and vibration in snakes. *J. Exp. Biol.* 54:349–371.
- Hensel, H., and Boman, K. K. A. (1960) Afferent impulses in cutaneous sensory nerves in human subjects. *J. Neurophysiol.* 23:564–578.
- Hodgson, E. S. (1961) Taste receptors. *Sci. Am.* 204:125–144.
- Höglund, G., Hamdorf, K., and Rosner, G. (1973) Trichromatic visual system in an insect and its sensitivity control by blue light. *J. Comp. Physiol.* 86:265–279.
- Hopkins, C. D. (1972) Sex differences in electric signaling in an electric fish. *Science* 176:1035–1037.
- Hopkins, C. D. (1976) Stimulus filtering and electroreception: Tuberous electroreceptors in three species of gymnotoid fish. *J. Comp. Physiol.* 111:171–207.
- Hsu, C., and Li, C. (1994) Magnetoreception in honeybees. *Science* 265:95–97.
- Hubel, D. H., and Wiesel, T. N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol.* 160:106–154.
- Iggo, A. (1969) Cutaneous thermoreceptors in primates and sub-primates. *J. Physiol.* 200:403–430.
- Kalmijn, A. J. (1971) The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.* 55:371–383.
- Kalmijn, A. J. (1978) Electric and magnetic sensory world of sharks, skates, and rays. In *Sensory Biology of Sharks, Skates, and Rays* (E. S. Hodgson and R. F. Mathewson, eds.), pp. 507–528. Washington, D.C.: Office of Naval Research, Department of the Navy.
- Keynes, R. D., and Martins-Ferreira, H. (1953) Membrane potentials in the electroplates of the electric eel. *J. Physiol.* 119:315–351.
- Kreithen, M. L., and Eisner, T. (1978) Ultraviolet light detection by the homing pigeon. *Nature, Lond.* 272:347–348.
- Kreithen, M. L., and Quine, D. B. (1979) Infrasound detection by the homing pigeon: A behavioral audiogram. *J. Comp. Physiol.* 129:1–4.

- Kuffler, S. W. (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.* 16:37–68.
- Kühn, A. (1927) Ueber den Farbensinn der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 5:762–800.
- Langbauer, W. R. Jr., Payne, K. B., Charif, R. A., Rapaport, L., and Osborn, F. (1991) African elephants respond to distant playbacks of low-frequency conspecific calls. *J. Exp. Biol.* 157:35–46.
- Lettvin, J. Y., Maturana, H. R., Pitts, W. H., and McCulloch, W. S. (1961) Two remarks on the visual system of the frog. In *Sensory Communication* (W. A. Rosenblith, ed.), pp. 757–776. New York: M.I.T. Press and Wiley.
- Lissmann, H. W., and Mullinger, A. M. (1968) Organization of ampullary electric receptors in Gymnotidae (Pisces). *Proc. R. Soc. Lond. B.* 169:345–378.
- Lohmann, K. J., and Lohmann, C. M. F. (1996) Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature* 380:59–61.
- Machin, K. E., and Lissmann, H. W. (1960) The mode of operation of the electric receptors in *Gymnarchus niloticus*. *J. Exp. Biol.* 37:801–811.
- Maturana, H. R. (1959) Number of fibers in the optic nerve and the number of ganglion cells in the retina of anurans. *Nature, Lond.* 183:1406–1407.
- Merton, P. A. (1972) How we control the contraction of our muscles. *Sci. Am.* 226:30–37.
- Moore, F. R. (1977) Geomagnetic disturbance of the orientation of nocturnally migrating birds. *Science* 196:682–684.
- Morita, H., and Yamashita, S. (1959) Generator potential of insect chemoreceptors. *Science* 130:922.
- Münz, H., Claas, B., and Fritzsche, B. (1984) Electrosensitive and mechanoreceptive units in the lateral line of the axolotl *Ambystoma mexicanum*. *J. Comp. Physiol.* 154:33–44.
- Newman, E. A., and Hartline, P. H. (1981) Integration of visual and infrared information in bimodal neurons of the rattlesnake optic tectum. *Science* 213:789–791.
- Norris, K. S., Prescott, J. H., Asa-Dorian, P. V., and Perkins, P. (1961) An experimental demonstration of echo-locating behavior in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). *Biol. Bull.* 120:163–176.
- Partridge, B. L., and Pitcher, T. J. (1980) The sensory basis of fish schools: Relative roles of lateral line and vision. *J. Comp. Physiol.* 135:315–325.
- Payne, R. S. (1971) Acoustic location of prey by barn owls. *J. Exp. Biol.* 54:535–573.
- Poole, J. H., Payne, K., Langbauer, W. R., and Moss, C. J. (1988) The social contexts of some very low frequency calls of African elephants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22:385–392.
- Quine, D. B., and Kreithen, M. L. (1981) Frequency shift discrimination: Can homing pigeons locate infrasounds by Doppler shifts? *J. Comp. Physiol.* 141:153–155.
- Rushton, W. A. H. (1972) Pigments and signals in colour vision. *J. Physiol.* 220:1–31P.
- Scheich, H., Langner, G., Tidemann, C., Coles, R. B., and Guppy, A. (1986) Electrosensitive and electrolocation in platypus. *Nature, Lond.* 319:401–402.
- Schneider, D. (1969) Insect olfaction: Deciphering system for chemical messages. *Science* 163:1031–1037.
- Schneider, D., Kasang, G., and Kaissling, K.-E. (1968) Bestimmung der Riechschwelle von *Bombyx mori* mit Tritium-markiertem Bombykol. *Naturwissenschaften* 55:395.
- Schuijf, A., and Hawkins, A. D. (1983) Acoustic distance discrimination by the cod. *Nature, Lond.* 302:143–144.
- Tschachotin, S. (1908) Die Statocyste der Heteropoden. *Z. Wissensch. Zool.* 90:343–422.
- Waterman, T. H. (1950) A light polarization analyzer in the compound eye of *Limulus*. *Science* 111:252–254.
- Waterman, T. H., and Forward, R. B., Jr. (1970) Field evidence for polarized light sensitivity in the fish *Zenarchopterus*. *Nature, Lond.* 228:85–87.
- Werblin, F. S., and Dowling, J. E. (1969) Organization of the retina of the mudpuppy, *Necturus maculosus*. 2. Intracellular recording. *J. Neurophysiol.* 32:339–355.
- Wilcox, R. S. (1979) Sex discrimination in *Gerris remigis*: Role of a surface wave signal. *Science* 206:1325–1327.
- Wiltschko, W., and Wiltschko, R. (1972) Magnetic compass of European robins. *Science* 176:62–64.

LEITURAS COMPLEMENTARES

- Ali, M. A. (ed.) (1984) *Photoreception and Vision in Invertebrates*. New York Plenum. 858 pp.
- Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N., and Tavolga, W. N. (eds.) (1988) *Sensory Biology of Aquatic Animals*. New York: Springer-Verlag. 936 pp.
- Au, W. W. L. (1993) *The Sonar of Dolphins*. New York: Springer-Verlag. 277 pp.
- Autrum, H., et al (editorial board) (1971–1978) *Handbook of Sensory Physiology*: vol. 1, *Principles of Receptor Physiology*; vol. 2, *Somatosensory System*; vol. 3, *Enteroreceptors*; vol. 4, *Chemical Senses*; vol. 5, *Auditory System*; vol. 6, *Vestibular*

- System*; vol. 7, *Photochemistry of Vision*; vol. 8, *Perception*; vol. 9, *Development of Sensory Systems*. New York: Springer-Verlag.
- Barlow, H. G. (1981) Critical limiting factors in the design of the eye and visual cortex. *Proc. R. Soc. Lond. B* 212: 1–34.
- Barlow, H. B., and Mollon, J. D. (eds.) (1982) *The Senses*. Cambridge Cambridge University Press. 490 pp.
- Bench, R. J., Pye, A., and Pye, J. D. (eds.) (1975) *Sound Reception in Mammals*. London: Academic Press. 340 pp.
- Bennett, M. V. L. (1970) Comparative physiology: Electric organs. *Annu. Rev. Physiol.* 32:471–528.
- Bullock, T. H., (1982) Electoreception. *Annu. Rev. Neurosci.* 5:121–170.
- Bullock, T. H. and Heiligenberg, W. (1986) *Electoreception*. New York: Wiley and Sons. 722 pp.
- Busnel, R.-G., and Fish, J. F. (eds.) (1979) *Animal Sonar Systems*. New York: Plenum Press. 1135 pp.
- Catton, W. T. (1970) Mechanoreceptor function. *Physiol. Rev.* 50:297–318.
- Cold Spring Harbor Laboratory (1965) Sensory receptors. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 30:1–649.
- Darian-Smith, I. (ed.) (1984) *The Nervous System*: vol. 3, *Sensory Processes*. *Handbook of Physiology*, Sect. 1. Bethesda, Md.: American Physiological Society. 1190 pp.
- Davson, H. (1972) *The Physiology of the Eye*, 3d ed. New York: Academic Press. 643 pp.
- Daw, N. W. (1973) Neurophysiology of color vision. *Physiol. Rev.* 53:571–611.
- Dawson, W. W., and Enoch, J. M. (eds.) (1984) *Foundations of Sensory Science*. New York: Springer-Verlag. 577 pp.
- Dowling, J. E. (1987) *The Retina: An Approachable Part of the Brain*. Cambridge: Harvard University Press. 282 pp.
- Eisner, T., and Meinwald, J. (eds.) (1995) *Chemical Ecology: The Chemistry of Biotic Interaction*. Washington, D. C.: National Academy Press. 214 pp.
- Griffin, D. R. (1986) *Listening in the Dark: Acoustic Orientation of Bats and Men*. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press. 464 pp.
- Horridge, G. A. (ed.) (1975) *The Compound Eye and Vision of Insects*. Oxford: Clarendon Press. 595 pp.
- Hubel, D. (1988) *Eye, Brain, and Vision*. New York: W. H. Freeman. 241 pp.
- Lythgoe, J. N. (1979) *The Ecology of Vision*. New York: Clarendon Press. 244 pp.
- Popper, A. N., and Fay, R. R. (eds.) (1995) *Hearing by Bats*. New York: Springer-Verlag. 515 pp.
- Sales, G., and Pye, D. (1974) *Ultrasonic Communication by Animals*. London: Chapman & Hall. 281 pp.
- Stebbins, W. C. (1983) *The Acoustic Sense of Animals*. Cambridge, Harvard University Press. 192 pp.
- Stoddart, D. M. (ed.) (1980) *Olfaction in Mammals*. Symposia of the Zoological Society of London, no. 45. London: Academic Press. 363 pp.
- The Company of Biologists, Limited (1989) Principles of Sensory Coding and Processing. *J. Exp. Biol.* 146:1–322.
- Wiltschko, R., and Wiltschko, W. (1995) *Magnetic Orientation in Animals*. New York: Springer-Verlag. 297 pp.

APÊNDICES

Tabela A.1 Unidades básicas.

Quantidade física	Unidade básica do SI	Símbolo
distância	metro	m
massa	quilograma	kg
tempo	segundo	s
temperatura termodinâmica	kelvin	K
quantidade de substância	mol	mol
corrente elétrica	ampère	A
intensidade luminosa	candela	cd

O objetivo das medidas fisiológicas é determinar a magnitude de certas quantidades físicas. Para expressar tais medidas, há a necessidade de unidades aceitas universalmente. Tais unidades, seus símbolos e sinais matemáticos relacionados ao seu uso, são padronizadas e adotadas internacionalmente por meio de um conselho internacional permanente, a *Conferência Geral de Pesos e Medidas* (Conférence Générale des Poids et Mesures). O sistema de unidades é conhecido como o *Sistema Internacional de Unidades*, ou comumente o *sistema SI* (= *Système Internationale*).

Este apêndice fornece (1) os nomes das unidades e

seus símbolos, (2) uma lista resumida dos fatores de conversão e (3) uma lista de algumas das quantidades físicas e símbolos recomendados para a designação destas.

UNIDADES

O sistema SI utiliza sete *unidades básicas* para sete quantidades físicas básicas independentes quanto às suas dimensões; cada unidade básica é representada por um *símbolo*, e o uso deste é *obrigatório* (Tab. A.1).

O sistema SI reconhece várias *unidades derivadas* (assim como algumas unidades suplementares). Embora algumas destas tenham símbolos especiais, elas são derivadas e definidas em termos das unidades básicas. Alguns destes símbolos de especial interesse em fisiologia estão listados na tabela A.2.

O que se segue deve ser observado no tocante ao uso dessas unidades e símbolos:

1. Os símbolos são impressos em letras romanas (verticais). Não são abreviações e não são seguidas por ponto, exceto ao final de uma sentença.
2. A forma plural de um símbolo é inalterada e a terminação *-s* não deve ser usada.

Tabela A.2 Unidades derivadas.

Quantidade física	Unidade derivada do SI	Símbolo para unidade	Definição em termos de unidades básicas
força	newton	N	m kg s^{-2}
energia	joule	J	$\text{m}^2 \text{ kg s}^{-2}$
potência	watt	W	$\text{m}^2 \text{ kg s}^{-3}$
pressão	pascal	Pa	$\text{m}^{-1} \text{ kg s}^{-2}$
viscosidade	poise	P	$\text{m}^{-1} \text{ kg s}^{-1} \times 10^{-1}$
diferença de potencial elétrico	volt	V	$\text{m}^2 \text{ kg s}^{-3} \text{ A}^{-1}$
resistência elétrica	ohm	Ω	$\text{m}^2 \text{ kg s}^{-3} \text{ A}^{-2}$
carga elétrica	coulomb	C	s A
frequência	hertz	Hz	s^{-1}

Tabela A.3 Prefixos.

Prefixo	Símbolo	Equivalente
tera	T	10^{12}
giga	G	10^9
mega	M	10^6
kilo	k	10^3
deci	d	10^{-1}
centi	c	10^{-2}
mili	m	10^{-3}
micro	μ	10^{-6}
nano	n	10^{-9}
pico	p	10^{-12}
fernto	f	10^{-15}
atto	a	10^{-18}

3. Determinadas unidades são derivadas de nomes próprios (p. ex., Volta); os símbolos para estas unidades são letras romanas (verticais) maiúsculas (V), porém, os nomes das unidades são em minúsculas (volt).

Há uma necessidade freqüente de menores e maiores múltiplos decimais das unidades, que são obtidos pelo uso dos prefixos listados na tabela A.3.

Estes prefixos podem ser associados a qualquer unidade básica ou derivada do sistema SI (entretanto, grandes múltiplos de segundos são raramente expres-

sos desta maneira). A combinação do prefixo e símbolo é considerada como um único símbolo e não são permitidos prefixos compostos.

O sinal decimal é geralmente impresso como um ponto (.) em inglês, mas como uma vírgula (,) em francês, alemão e português. No sistema SI, um ponto ou vírgula devem somente ser usados para o sinal decimal. Para facilitar a leitura de números longos, os dígitos podem ser divididos em grupos de três, mas não separados por vírgulas ou pontos.

Exemplo: 212 489,143 e não 212.489,143

Quando o sinal decimal é colocado antes do primeiro dígito de um número, um zero deve ser sempre colocado antes do sinal decimal.

Exemplo: 0,143 872 e não ,143 872

Os produtos ou quocientes de duas ou mais unidades são tratados segundo as regras matemáticas. Observe que o uso de mais de uma barra (/) é ambíguo. Portanto, uma taxa específica do consumo de oxigênio pode ser escrita:

ml/kg, ou ml (kg s)⁻¹, ou ml kg⁻¹ s⁻¹ e não ml/kg/s

No momento, várias circunstâncias tornam impraticável expressar todas as medidas fisiológicas em uni-

dades básicas e derivadas do SI. Uma das razões é a grande quantidade de informação existente, incluindo tabelas de constantes físicas e químicas, amplamente utilizadas e conhecidas, que fazem uso de outras unidades (p. ex., caloria). Um outro motivo é que métodos de uso corrente facilitam o uso de determinadas unidades tradicionais (p. ex., grama-força, ao invés da unidade do SI, newton). Tal prática deve progressivamente ser abandonada em favor das unidades SI.

FATORES DE CONVERSÃO ÚTEIS

Unidades tradicionais são comumente usadas naqueles campos da fisiologia associados à energia (p. ex., na área das taxas metabólicas) e pressão (p. ex., na área de trocas gasosas).

Força

$$\begin{aligned} 1 \text{ quilograma-força} &= 9,807 \text{ N} \\ 1 \text{ newton} &= 0,102 \text{ kgf} \end{aligned}$$

Energia, trabalho (força \times distância)

$$\begin{aligned} 1 \text{ cal} &= 4,184 \text{ J} \\ 1 \text{ joule} &= 0,239 \text{ cal} \end{aligned}$$

1 litro de O_2 (a 0°C , 760 mmHg), quando usado no metabolismo oxidativo, é geralmente equiparado a 4,8 kcal; logo 1 litro de $O_2 \simeq 20,083 \text{ kJ}$

Potência (trabalho por unidade de tempo)

$$\begin{aligned} 1 \text{ cal s}^{-1} &= 4,184 \text{ J s}^{-1} = 4,184 \text{ W} \\ 1 \text{ kcal h}^{-1} &= 1,163 \text{ W} \\ 1 \text{ watt} &= 0,239 \text{ cal s}^{-1} = 14,34 \text{ cal min}^{-1} = 860,4 \text{ cal h}^{-1} \end{aligned}$$

Pressão (força por unidade de área)

$$\begin{aligned} 1 \text{ atm} &= 1,013 \times 10^5 \text{ N m}^{-2} = 101,3 \text{ kPa} \\ 1 \text{ mmHg a } 0^\circ\text{C} (1 \text{ torr}) &= \\ &= 1,333 \times 10^2 \text{ N m}^{-2} = 133,3 \text{ Pa} \\ 1 \text{ kN m}^{-2} &= 7,50 \text{ mmHg} = 9,869 \times 10^{-3} \text{ atm} \end{aligned}$$

Volume

1 litro é (desde 1964) definido como exatamente igual a 1 dm^3 ($0,001 \text{ m}^3$); logo, $\text{ml} = \text{cm}^3$ e $\mu\text{l} = \text{mm}^3$

$$\begin{aligned} 1 \text{ galão (EUA)} &= 3,785 \text{ litros} \\ 1 \text{ quarto (EUA)} &= 0,946 \text{ litros} \end{aligned}$$

Comprimento

$$\begin{aligned} 1 \text{ polegada} &= 25,4 \text{ mm} \\ 1 \text{ pé} &= 304,8 \text{ mm} = 0,3048 \text{ m} \\ 1 \text{ jarda} &= 0,914 \text{ m} \\ 1 \text{ milha} &= 1609,3 \text{ m} \\ 1 \text{ ângström (Å)} &= 10^{-10} \text{ m} = 0,1 \text{ nm} \end{aligned}$$

Massa

$$\begin{aligned} 1 \text{ libra (avoirdupois)} &= 0,4536 \text{ kg} \\ 1 \text{ onça} &= 0,0283 \text{ kg} \end{aligned}$$

Temperatura

A unidade de temperatura de 1 grau Celsius ($^\circ\text{C}$)* equivale à unidade de temperatura de 1 kelvin (K).

A temperatura Celsius é definida como o excesso da temperatura termodinâmica acima de $273,15 \text{ K}$.

Para fins práticos, o ponto de fusão do gelo a 1 atm de pressão é 0°C ; o ponto triplo do gelo, água e vapor de água é $0,01^\circ\text{C}$; e o ponto de ebulição da água a 1 atm de pressão é 100°C .

QUANTIDADES FÍSICAS

Muitas vezes é necessário símbolos para representar quantidades físicas. Isso é principalmente válido quando as relações são expressas na forma de equações. Um exemplo é a lei de Poiseuille, que estabelece que a velocidade de fluxo (\dot{Q}) de um líquido através de um tubo é proporcional à pressão (p) e inversamente proporcional à resistência (R), ou $\dot{Q} = p/R$.

Os nomes de algumas quantidades físicas e símbolos *recomendados* são fornecidos na tabela A.4.

O símbolo para uma quantidade física deve ser uma única letra do alfabeto grego ou latino e deve ser impressa inclinada (itálico). Quando necessário, símbolos

* Também incorretamente conhecido como “centígrado”.

TABELA A.4 Quantidades físicas e símbolos recomendados. Símbolos alternativos são separados por vírgulas.

Quantidade física	Símbolo
Comprimento	<i>l</i>
Altura	<i>h</i>
Raio	<i>r</i>
Área	<i>A</i>
Volume	<i>V</i>
Massa	<i>m</i>
Densidade (m/V)	ρ (rho)
Pressão	<i>p</i>
Tempo	<i>t</i>
Velocidade	<i>u, v</i>
Frequência	<i>f</i>
Força	<i>F</i>
Trabalho	<i>W</i>
Energia	<i>E, W</i>
Potência	<i>P</i>
Temperatura	<i>T</i>

subscritos (e/ou sobrescritos) são usados para indicar um significado específico de um símbolo Por exemplo, temperatura corpórea, T_c ; volume sanguíneo, V_{sang} ; taxa de consumo de oxigênio, VO_2 .

As equações que representam relações físicas e químicas usam estes e símbolos similares para quantidades físicas. Os símbolos para unidades (m, kg, s, etc.) nunca devem ser usados em tais equações.

REFERÊNCIAS

Symbols Committee of the Royal Society (1975) *Quantities, Units, and Symbols*, 2d ed. London: The Royal Society. 55 pp.

Taylor, Barry N. (1995) *Guide for the Use of the International System of Units (SI)*. NIST Special Publication 811, Washington D.C.: Government Printing Office. 84 pp.

A difusão é um processo fundamental no movimento dos materiais. Os processos de difusão que são de importância fisiológica ocorrem ao longo de pequenas distâncias, uma fração de milímetro, uns poucos micrômetros, ou menos. Exemplos são a difusão dos gases respiratórios através das membranas respiratórias ou difusão de íons através da membrana do nervo, durante o potencial de ação. Para distâncias maiores, a difusão não é importante do ponto de vista fisiológico e o transporte ocorre por movimento de massa (convecção) (p. ex., fluxo citoplasmático ou circulação de sangue). Por que a difusão está limitada ao transporte a curta distância? A razão é que o tempo de difusão aumenta com o quadrado da distância de difusão.

Considere o tempo que leva para partículas percorrerem determinada distância por difusão.

A distância média (R) percorrida por uma substância que se difunde depende do comprimento médio (l) de cada trajetória no movimento térmico aleatório de partículas (curso livre médio) e do número de trajetórias individuais (n). A relação é $R = l \sqrt{n}$. Como o número de trajetórias separadas é proporcional ao tempo (t), pode-se escrever $R \propto l \sqrt{t}$, ou $t \propto R^2 l^{-2}$. Isto significa que o tempo de difusão (t) aumenta com o quadrado da distância média (R) percorrida pela substância que se difunde.

O que isso significa para a difusão nos tecidos de um organismo? Suponha que seja imposto aumento gradual na concentração de oxigênio em um determinado ponto A. O oxigênio irá difundir-se para os tecidos adjacentes e atingirá uma distância média de difusão de $1 \mu\text{m}$ em cerca de 10^{-4} s. Uma distância média de difusão 10 vezes maior requererá 100 vezes mais tempo e assim por diante. Assim, para uma distância média de difusão de $10 \mu\text{m}$, o tempo necessário será 10^{-2} s; para 1 mm , será 100 s ; para 100 mm , 10^4 s (aproximadamente 3 h); e, para 1 m , o tempo será 10.000 vezes maior, ou mais de 3 anos. A distância entre os pulmões de um ser humano e suas extremidades é de cerca de 1 m ; é evidente que o transporte apenas por difusão seria extremamente lento, e o movimento de massa é necessário.

É importante perceber que o que se discutiu foi o tempo necessário de difusão, ao longo de uma determinada distância, quando foi imposta em um ponto uma alteração na concentração da substância que se difunde, observando-se o efeito desta mudança em outro ponto, a uma certa distância. Assim, a difusão do neurotransmissor acetilcolina através da fenda sinóptica (aproximadamente $0,02 \mu\text{m}$) é muito rápida; em contraste, se o hormônio adrenalina tivesse que atingir seu alvo em algum lugar do corpo por difusão a partir de sua

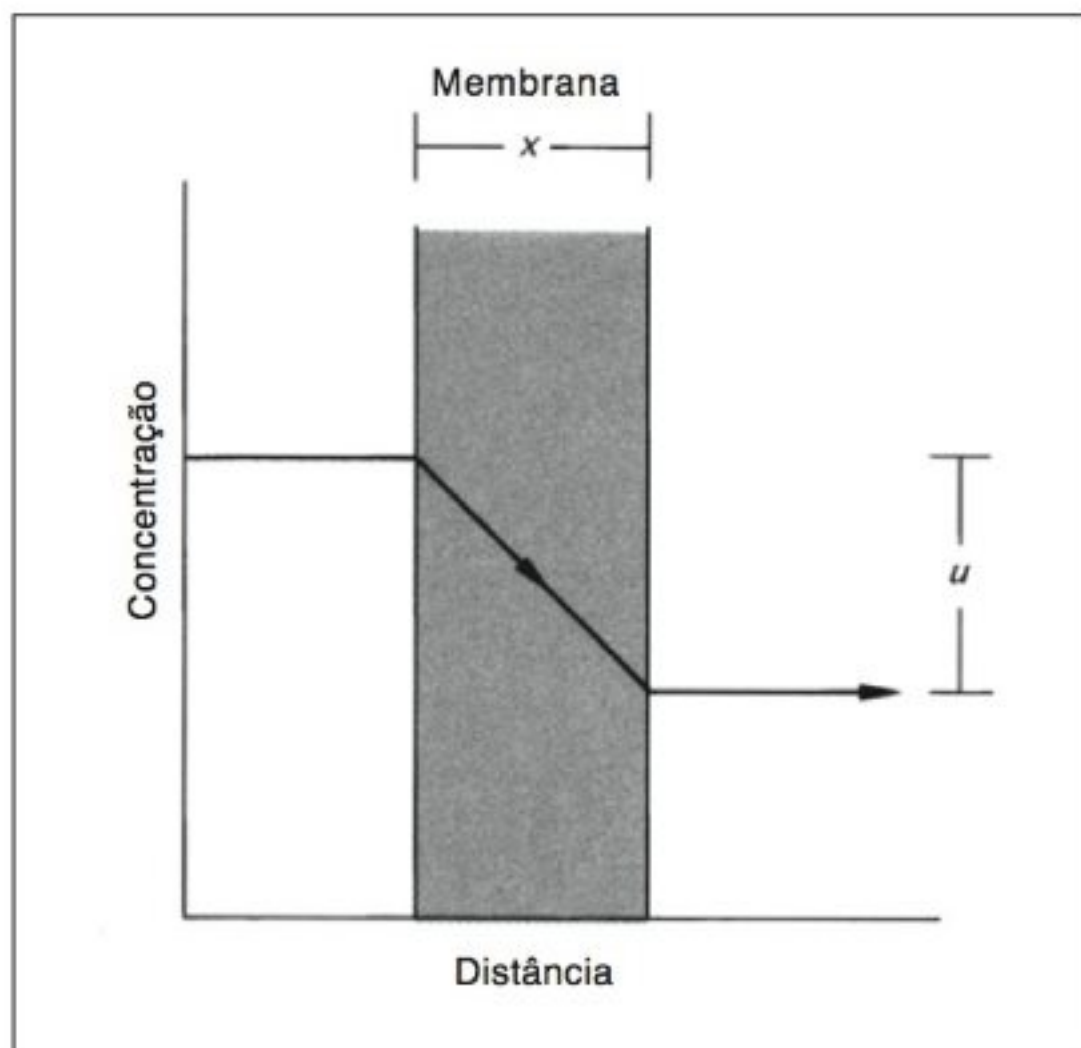


Fig. B.1 Diagrama da difusão em estado de equilíbrio, através de uma membrana homogênea.

fonte, a glândula adrenal, o processo seria tão lento que seria inútil.

Considere agora a difusão em estado de equilíbrio ao longo de um gradiente inalterado (como o encontrado em muitos processos fisiológicos).

A difusão ao longo de um gradiente de concentração constante (Fig. B.1) é expressa pela equação de Fick:

$$dQ = -D A \frac{du}{dx} dt$$

na qual Q é a quantidade de substância difundida, A é a área através da qual ocorre a difusão, u é a concentração no ponto x (du/dx sendo, conseqüentemente, o gradiente de concentração), t é o tempo e D é o coeficiente de difusão. O sinal negativo é uma convenção que torna o fluxo positivo na direção na qual o gradiente é negativo. Os coeficientes de difusão para várias substâncias podem ser observados em trabalhos tabulares padrão.*

* A 20°C, o coeficiente de difusão D para o oxigênio no ar é $D = 0,196 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, e para o oxigênio na água $D = 0,183 \times 10^{-4} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$.

A partir desta equação, pode-se verificar que a quantidade de uma substância que se difunde é proporcional ao tempo decorrido. Intuitivamente, tal fato também faz sentido. Considere um exemplo fisiológico. O ar alveolar possui uma pressão parcial de oxigênio de 100 mmHg e o sangue venoso misturado que chega aos pulmões pode ter uma pressão (tensão) parcial de oxigênio de 40 mmHg. Normalmente, estas concentrações permanecem bastante constantes e, portanto, o oxigênio difunde-se a partir do ar, através da parede alveolar, a uma velocidade constante. É óbvio que duas vezes mais oxigênio se difunde em 2 minutos do que em 1 minuto, em 10 minutos, 10 vezes mais e assim por diante. Portanto, se for mantido um gradiente constante, a quantidade da substância que se difunde será diretamente proporcional ao tempo.

Uma outra conseqüência da equação de Fick é que se a distância de difusão (x) for aumentada, a quantidade da substância que se difunde (Q) diminuirá. Se x for dobrada, Q será reduzida à metade; se x for 10 vezes maior, Q será um décimo, e assim por diante. Portanto, a quantidade que se difunde é inversamente proporcional à distância de difusão, mas, novamente, isso se aplica somente quando se mantém um estado de equilíbrio. Isso requer a existência, em um lado da membrana, de um suprimento constante ou de um reservatório infinito da substância que se difunde, e do outro lado, uma concentração constante inferior, mantida pela remoção contínua da substância que se difunde, ou um escoadouro infinito para esta. Em termos práticos, isso se aplica ao exemplo dos pulmões.

A constante de difusão. A constante de difusão (K), que foi usada para o cálculo na p. 16, difere do coeficiente de difusão (D) usado na equação de Fick. A necessidade de se usar a constante de difusão em fisiologia surgiu em associação ao estudo da difusão dos gases entre o ar e os tecidos, notadamente nos pulmões de mamíferos. Para esse fim, é prático referir-se à taxa de difusão de um gás, p. ex., oxigênio, como a pressão parcial do gás no ar alveolar. O coeficiente de difusão (D) não pode ser usado neste caso, pois é necessário conhecer o gradiente de concentração (du/dx) no tecido. A concentração no tecido é difícil de ser determinada diretamente e não pode ser calculada, a menos que se conheça a solubilidade do gás específico no tecido em questão. A constante de difusão evita esse proble-

Tabela B.1 Constante de difusão (K) do oxigênio a 20°C, em vários materiais. Observe que estes números não são coeficientes de difusão (Krogh, 1919).

Material	K ($\text{cm}^2 \text{ atm}^{-1} \text{ min}^{-1}$)
Ar	11
Água	34×10^{-6}
Gelatina	28×10^{-6}
Músculo	14×10^{-6}
Tecido conjuntivo	$11,5 \times 10^{-6}$
Quitina*	$1,3 \times 10^{-6}$
Borracha	$7,7 \times 10^{-6}$

* A constante de difusão da quitina é, muitas vezes, fornecida incorretamente como sendo 10 vezes o valor listado aqui. Tal valor resulta de um erro de impressão no livro de Krogh (1941), que foi copiado posteriormente por muitos autores.

ma, pois relaciona a velocidade de difusão diretamente à pressão parcial do gás na fase gasosa.

A constante de difusão (K) é definida como o número de centímetros cúbicos de um gás que se difunde em 1 minuto, através de uma área de 1 cm^2 , quando o gradiente de pressão é 1 atm por centímetro. Estas unidades podem ser escritas por extenso e reduzidas a uma forma mais simples, como a seguinte:

$$\frac{\text{cm}^3}{\text{min} \times \text{cm}^2 \times \text{atm} \times \text{cm}^{-1}} = \text{cm}^2 \text{ atm}^{-1} \text{ min}^{-1}$$

As constantes de difusão foram determinadas para apenas um pequeno número de tecidos animais; alguns exemplos estão relacionados na tabela B.1. Estas constantes são determinadas empiricamente e incluem a solubilidade do gás nos tecidos em questão. Os números revelam que a difusão naqueles tecidos que possuem um conteúdo de água relativamente alto (p. ex., tecidos conjuntivo e muscular) é mais baixa que na água, mas da mesma ordem de magnitude. Por outro lado, a difusão através da quitina (cutícula dura dos insetos) é inferior, por volta de uma ordem de magnitude.

Vale observar que a taxa de difusão do oxigênio através da borracha é considerável, cerca da metade da velocidade no músculo. Tal fato é importante na experimentação fisiológica, pois, se for usado um tubo de borracha para conexões, o oxigênio poderá difundir-se através das paredes dos tubos e o dióxido de carbono poderá difundir-se ainda mais rápido, devido à sua alta solubilidade. A velocidade real de difusão depende do tipo de borracha ou plástico utilizado; alguns tipos são mais permeáveis e outros muito menos permeáveis.

REFERÊNCIAS

- Krogh, A.** (1919) The rate of diffusion of gases through animal tissues, with some remarks on the coefficient of invasion. *J. Physiol.* 52:391-608.
- Krogh, A.** (1968) *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms*, reprint ed. New York: Dover. 172 pp.

EQUAÇÕES LOGARÍTMICAS

As equações logarítmicas seguem a forma geral:

$$y = a \cdot x^b \quad (1)$$

A forma logarítmica desta equação é:

$$\log y = \log a + b \log x \quad (2)$$

A equação (2) demonstra que $\log y$ é uma função linear de $\log x$; isto é, fazendo um gráfico de $\log y$ pelo $\log x$, obtém-se uma reta com inclinação b .

Exemplo: gráfico da taxa de consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) versus massa corpórea (M_b) (Fig. 5.12, página 197).

$$\dot{V}O_2 = K \cdot M_b^b \quad (3)$$

A variável independente, massa corpórea (M_b), é habitualmente colocada na abscissa. A taxa do consumo de oxigênio por unidade de massa é obtida pela divisão de ambos os lados da equação (3) por M_b :

$$\frac{\dot{V}O_2}{M_b} = k \frac{M_b^b}{M_b} = kM_b^{(b-1)} \quad (4)$$

Exemplo: figura 5.10, página 194.

EQUAÇÕES EXPONENCIAIS

As equações exponenciais seguem a forma geral:

$$y = b \cdot a^x \quad (5)$$

A forma logarítmica desta equação é:

$$\log y = \log b + x \log a \quad (6)$$

A equação (6) mostra que $\log y$ é uma função linear de x e, fazendo o gráfico de $\log y$ versus x , obtém-se uma reta. O uso de papel gráfico semilog (abscissa linear e ordenada logarítmica) para plotar y versus x fornece o mesmo resultado.

Exemplo: gráfico da taxa de consumo de oxigênio versus temperatura (Fig. 6.4, p. 221).

APÊNDICE D

EXPRESSÃO TERMODINÂMICA DOS EFEITOS DA TEMPERATURA

Tabela D.1 A alteração no Q_{10} para intervalos de temperatura entre 0°C e 50°C, calculado para uma energia de ativação constante (μ) de 12.286.

T_1 (°C)	T_2 (°C)	Q_{10}
0	10	2,22
10	20	2,10
20	30	2,00
30	40	1,91
40	50	1,84

O termo Q_{10} (definido na p. 219) é amplamente usado em biologia, pois é uma expressão simples e facilmente compreensível do efeito da temperatura sobre taxas (p. ex., taxa de consumo de oxigênio). Entretanto, em físico-química, os efeitos da temperatura são expressos de maneira diferente, baseados em considerações termodinâmicas da frequência de colisão molecular como uma função da temperatura. A equação desenvolvida por Arrhenius é, geralmente, expressa sob a seguinte forma:

$$K_{T_2} = K_{T_1} \cdot e^{\mu/R[(T_2-T_1)/T_2T_1]} \quad (1)$$

na qual K significa constante de taxa, T a temperatura termodinâmica (temperatura absoluta, em kelvin), μ a energia de ativação, R a constante universal dos gases e e é a base do logaritmo natural.

Pode-se obter do ponto de vista termodinâmico uma expressão correta para Q_{10} (razão de duas taxas com diferença de 10°C) pela resolução da equação (1) para K_{T_2}/K_{T_1} , quando $T_2 - T_1 = 10$. Então tem-se:

$$Q_{10} = \frac{K_{T+10}}{K_T} = e^{\mu/R\{10/[T(T+10)]\}} \quad (2)$$

Quando se examina a equação (2), observa-se que Q_{10} é uma função da temperatura (T) e que varia com a mesma; portanto não pode ser uma constante. R, e e (para um determinado processo) p são constantes e, portanto, Q_{10} diminui com a elevação da temperatura. Um exemplo da variação de Q_{10} com a temperatura é apresentado na tabela D.1 para $\mu = 12.286$ (um valor de μ escolhido para corresponder a $Q_{10} = 2,00$, para o intervalo de temperatura entre 20 e 30°C). Se $\mu = 19.506$, Q_{10} é 3,0 para o intervalo entre 20 e 30°C; po-

rém, será maior a temperaturas baixas e menor a temperaturas altas. O uso do Q_{10} para descrever os efeitos da temperatura não possui, portanto, um fundamento

teórico na termodinâmica; entretanto, Q_{10} é um termo altamente descritivo, conveniente e muito usado em biologia.

A água é o solvente universal para, virtualmente, todas as reações biológicas e fenômenos relacionados. O breve resumo a seguir, portanto, está restrito às soluções aquosas. Para um tratamento mais aprofundado, o leitor deve consultar textos introdutórios de química ou físico-química.

SOLUÇÕES E CONCENTRAÇÕES

Uma solução 1 *molar* contém 1 mol de soluto por litro de solução. Assim, uma solução 1 molar de cloreto de sódio contém 58,45 g de NaCl por litro de solução. Nos trabalhos de natureza biológica, é comum referir-se a uma solução um milésimo de 1 molar, uma solução milimolar, que ajuda a eliminar pequenas frações decimais.

Uma solução 1 *molal* contém 1 mol de soluto por quilograma de água. Por exemplo, uma solução de 58,45 g de NaCl em 1 kg de água é uma solução 1 molal. Como o volume desta solução é maior que 1 litro, sua concentração é menor que 1,0 molar.

A designação molaridade é geralmente usada nos

trabalhos de natureza biológica e é conveniente devido à facilidade na determinação do volume de uma dada amostra de um fluido biológico, enquanto é incômodo ou impossível determinar seu conteúdo exato de água. Por exemplo, o volume de uma amostra sangüínea é facilmente medido e seu conteúdo de sódio pode ser prontamente determinado. Referir-se à concentração de sódio em relação a uma quantidade de água em uma amostra é mais difícil, pois o plasma e as hemácias contêm muitos outros solutos, incluindo quantidades substanciais de proteínas. Em físico-química, o conceito de molalidade é mais útil; inclui a consideração de fenômenos osmóticos.

Às vezes, as concentrações são expressas como *porcentagem (%)*. Infelizmente, esta expressão é ambígua e não há uma convenção aceita sobre como deveria ser usada, o que freqüentemente causa confusão. Por exemplo, uma solução de cloreto de sódio 1% contém 1 g de NaCl e 99 g de água? Ou contém 1 g de NaCl em 100 ml de solução? Ou, como o termo *por cento* significa *por cem*, quer dizer 1 g de cloreto de sódio por 100 g de água? Ainda mais confuso é a expressão *miligrama por cento (mg%)*, que logicamente deveria significar “miligramas por 100 miligramas”. Em geral, significa o

número de miligramas de uma substância por 100 ml de solução. As ambigüidades podem ser evitadas pelo uso de unidades apropriadas (p. ex., 120 mg de glicose por 100 ml de sangue), ou ainda melhor, a concentração molar.

A adição de modificadores tal como “porcentagem de peso” auxilia um pouco, pois comumente, mas não sempre, refere-se a partes do soluto em peso por 100 partes de solução também por peso. Conseqüentemente, uma solução de sacarina a 1% contém 1 g de sacarina em 99 g de água. Entretanto, se um sal que contém água de cristalização for pesado, a quantidade de sal e o total de água poderão ser variáveis.

De modo estrito, o termo *porcentagem* deve expressar uma fração não-dimensional, o que significa que a razão de duas quantidades devem ser expressas nas mesmas unidades que se anulam na divisão. Deve ser observado que as concentrações dos gases podem ser adequadamente expressas em porcentagem. Por exemplo, o ar atmosférico seco contém 20,95% de oxigênio, quer a quantidade de oxigênio relativa ao total seja fornecida em número de moléculas, milímetros ou em unidades de pressão.

OSMOSE

Osmose é o movimento de água entre duas soluções com diferentes concentrações de soluto quando as soluções são separadas por uma membrana semipermeável (p. ex., uma membrana permeável à água, mas impermeável ao soluto).

Considere o sistema na figura E.1. A água tenderá a mover-se do compartimento B para o A, fazendo com que uma pressão, a pressão osmótica, desenvolva-se em A. O movimento da água pode ser contraposto pela pressão exercida no pistão e, quando esta pressão se equilibrar exatamente com a pressão osmótica, não haverá movimento líquido de água.

A força (π) que tende a mover a água é definida pela equação de van't Hoff:

$$\pi V = n RT$$

na qual V é o volume, n é o número de moles das partí-

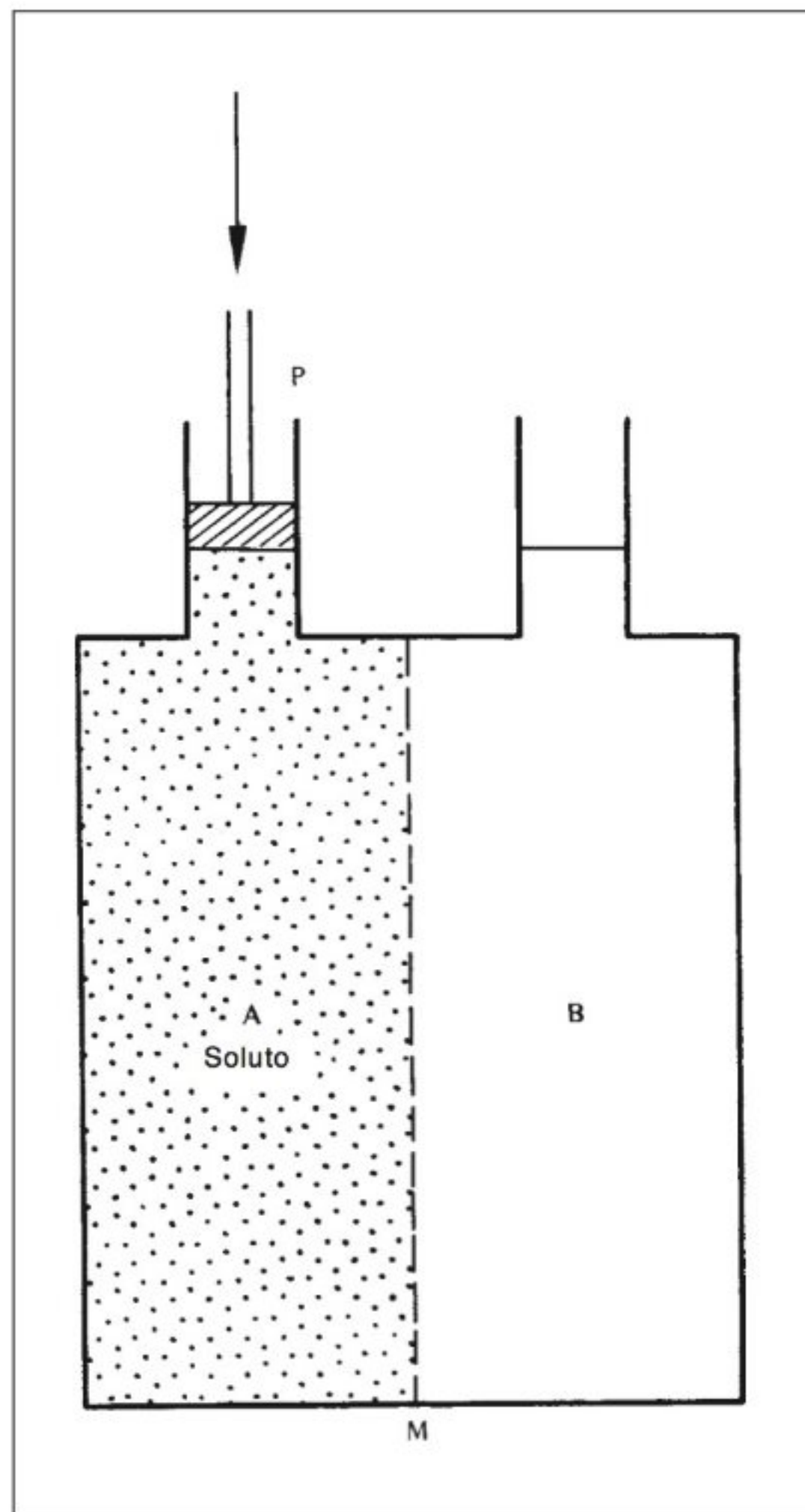


Fig. E.1 Quando duas soluções são separadas por uma membrana semipermeável (M), a água tende a deslocar-se da solução mais diluída para a mais concentrada. Se a membrana for rígida, o movimento da água poderá ser impedido ao se exercer uma pressão sobre o pistão (P), igual à diferença na pressão osmótica entre as duas soluções.

culas de soluto, R é a constante universal dos gases e T é a temperatura absoluta. Esta equação é semelhante à equação dos gases $PV = n RT$ (na qual P é a pressão).

Uma solução 1 molal de um não-eletrólito ideal tem uma pressão osmótica de 22,4 atm a 0°C (273 K), equivalente à pressão exercida por 1 mol de um gás ideal quando o volume é 1 litro.

Os solutos abaixam o ponto de congelamento da água e uma solução 1 molal de um não-eletrólito ideal tem um ponto de congelamento igual a -1,86°C. Os solutos também reduzem a pressão de vapor e aumentam o ponto de ebulição de uma solução.

A pressão osmótica de uma solução depende teoricamente apenas do número de partículas presentes, e não do tamanho ou natureza destas. Um eletrólito como o cloreto de sódio, que na água ioniza-se em Na^+ e Cl^- , tem, portanto, uma concentração osmótica maior do que a esperada para sua molalidade.

Infelizmente, observações das pressões osmóticas reais em soluções eletrolíticas não estão totalmente de acordo com os resultados esperados, estimados a partir do número esperado de íons. Tal ocorrência é devida à interação entre íons positivos e negativos e entre íons e moléculas de água. Portanto, a pressão osmótica de uma solução de um eletrólito não pode ser calculada diretamente a partir da concentração molal do eletrólito, sendo necessário introduzir um *coeficiente osmótico* (ϕ) empírico.

Se o cloreto de sódio fosse completamente ionizado em solução, seria esperado que uma solução 1,00 molal sofresse um abaixamento do ponto de congelamento de $2 \times 1,86^\circ\text{C}$, ou $3,72^\circ\text{C}$. De fato, uma solução 1 molal de NaCl congela a $-3,38^\circ\text{C}$ e, portanto, seu coeficiente osmótico é $3,38/3,72 = 0,91$. O coeficiente osmótico varia com a concentração do eletrólito e difere entre os eletrólitos.

EQUILÍBRIO DE DONNAN

Suponha um sistema similar ao da figura E.1, porém, com compartimentos separados por uma membrana rígida, permeável à água e eletrólitos, mas não a grandes moléculas ionizadas, p. ex., uma proteína carregada negativamente, Pr^- (Fig. E.2). Deixe o eletrólito ser cloreto de sódio.

Se os compartimentos possuírem paredes rígidas, a pressão sobre o pistão P evitará qualquer movimento

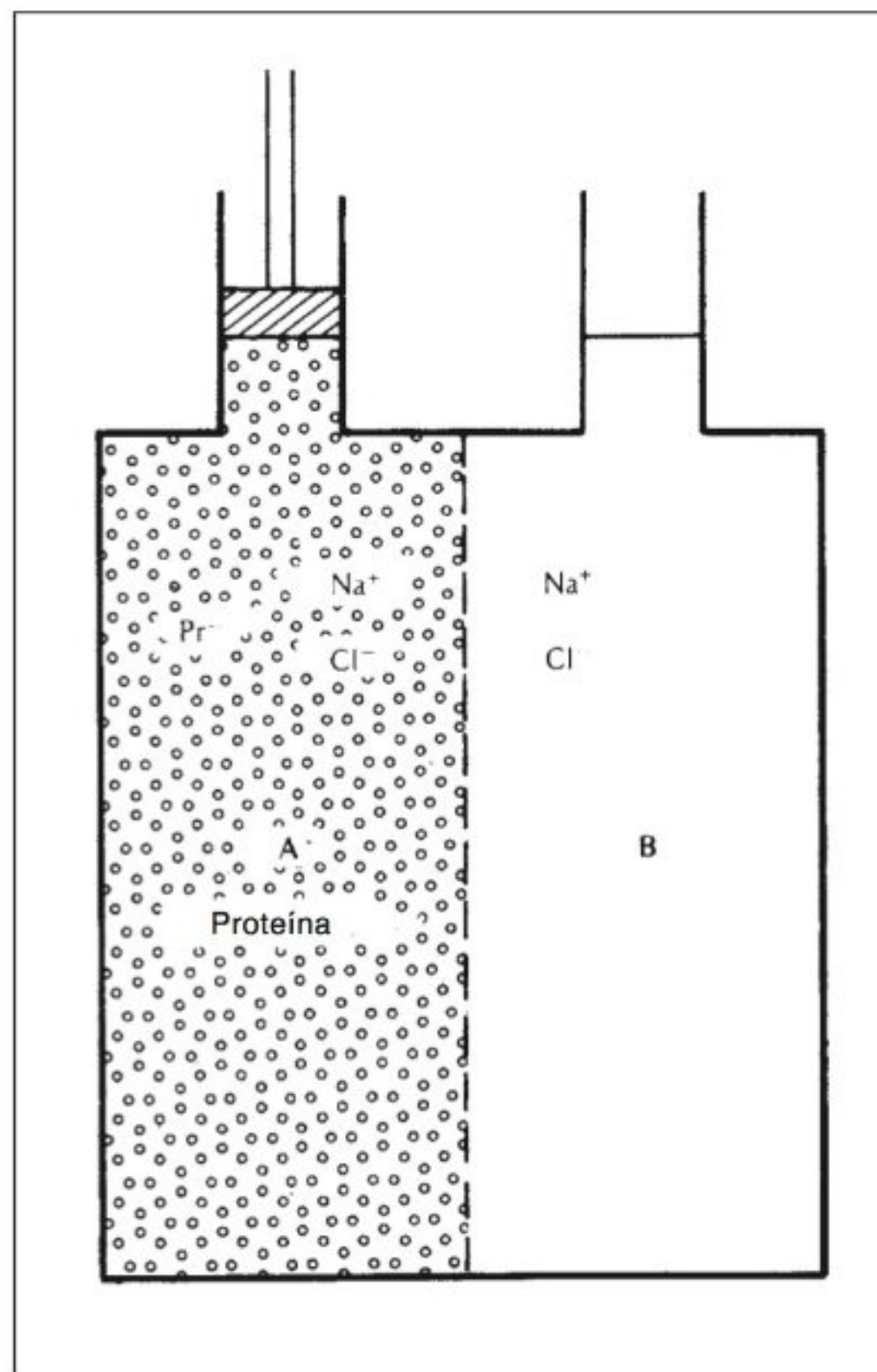


Fig. E.2 Um sistema osmótico que consiste de duas câmaras, A e B, separadas por uma membrana rígida, completamente permeável à água e pequenos íons, mas é impermeável a grandes íons, tal como uma proteína carregada negativamente (Pr^-). A distribuição dos íons e da pressão osmótica no equilíbrio (equilíbrio de Donnan) estão descritas no texto.

de água através da membrana. Pode ser demonstrado que durante o equilíbrio:

$$[\text{Na}^+]_A \times [\text{Cl}^-]_A = [\text{Na}^+]_B \times [\text{Cl}^-]_B$$

Ao se rearranjar os termos, verifica-se que a razão dos cátions difusíveis de um lado em relação aos do outro é inversamente proporcional à razão dos ânions dos dois lados:

$$\frac{[\text{Na}^+]_A}{[\text{Na}^+]_B} = \frac{[\text{Cl}^-]_B}{[\text{Cl}^-]_A} = r$$

Estas razões são conhecidas como a *constante de Donnan* (r). Suponha que a concentração inicial de cloreto de sódio seja idêntica em ambos os lados da membrana e que o compartimento A também contenha proteinato de sódio, NaPr, dissociado como Na^+ e Pr^- . Nestas condições, a concentração total de Na^+ no compartimento A será maior que em B e os íons sódio irão difundir-se para B, o que resultará em um excesso de íons Na^+ em relação aos íons Cl^- do compartimento B. Portanto, um número igual de íons cloro atravessará a membrana para o compartimento B. Entretanto, esta tendência é contraposta pela maior concentração de cloro resultante em B em relação a A. No equilíbrio, haverá concentrações desiguais de íons através da membrana e uma carga negativa líquida no compartimento A em relação ao compartimento B. Esta situação de equilíbrio, com distribuição desigual de íons difusíveis e carga elétrica resultante, é conhecida como *equilíbrio de Donnan*.

Deve-se observar que a diferença de potencial é atribuível à presença do ânion não-difusível no compartimento A. Como o sistema encontra-se em equilíbrio, o potencial é mantido sem que ocorra gasto de energia, permanecendo assim indefinidamente.

A diferença de potencial (E , em milivolts) pode ser calculada a partir da equação de Nernst:

$$E = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[\text{Na}^+]_A}{[\text{Na}^+]_B}$$

na qual R é a constante universal dos gases ($8,3144 \text{ J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), T é a temperatura absoluta, z é a valência do íon (neste caso, unidade) e F é a constante de Faraday ($96.500 \text{ coulomb por mol}$).

Na figura E.2, a pressão exercida no pistão, necessária para impedir o fluxo osmótico de água no compartimento A, é conhecida como *pressão coloidosmótica*. No caso de a pressão sobre o êmbolo exceder a pressão coloidosmótica, a água e eletrólitos são forçados a sair através da membrana, enquanto a proteína impermeável é retida em A. Este processo é denominado de *ultrafiltração*. A pressão osmótica do ultrafiltrado será igualada à pressão osmótica da solução no compartimento B.

LEITURAS COMPLEMENTARES

Overbeek, J. Th. G. (1956) The Donnan equilibrium. *Progr. Biophys.* 6:57-84.

Hammel, H. T., and Scholander, P. F. (1976) *Osmosis and Tensile Solvent*. New York: Springer-Verlag. 133 pp.

ÍNDICE

A

abalone

- fluxo corpóreo, 117
- rim, 363

abelhas melíferas

- defesa térmica, 222
- percepção da luz polarizada, 552
- sensibilidade magnética, 561
- temperatura muscular, 292

aberração cromática, 550

aberturas hidrotérmicas, 135

absortividade, 250

Acantharia, estrôncio no esqueleto, 155

ácaro da farinha, evaporação 332

ácaro doméstico, perda de água, 337

aceleração

- angular, sensibilidade, 546
- nervo acelerador, 470

acetilcolina

- estrutura, 514
- frequência cardíaca, 104
- receptores, 489
- transmissão de placa motora, 407
- transmissão sináptica, 492

acetilcolinesterase, 492

ácido

- ascórbico, 153
- aspártico, substância transmissora, 516
- benzóico, 379
- gama-aminobutírico, 514, 515

glutâmico, 514, 516

hialurônico, 426

hipúrico, 379

lático, 176

paraaminoipúrico, 362, 371, 380

úrico, excreção, 379, 383-7

ácido-básico, equilíbrio, 84

ácidos nucléicos, excreção de nitrogênio, 385-7

Acipenser, estrutura da brânquia, 22

aclimatação

- definição, 209
- níveis baixos de oxigênio, 174-5
- taxa, 235-6
- térmica, 236-8

actina, 403

açúcar no sangue, 150-1

acupuntura, 517-18

adenilato ciclase, 512

adeno-hipófise, 503, 504

hormônios, 504

ADH (vasopressina), 378

adrenalina, 509, 514

adrenocorticotrópico, hormônio, 499, 507

Aedes, secreção salina, 313

Aepyornis, tamanho do ovo, 47

aeroembolia, 179, 180

Aeromonas, febre, 246

afogamento, 34

Agapema

respiração cíclica, 58

agentes de nucleação, 230-1

aglutinação, 123

agrupamento, 259-62

água

- corpórea total, 95, 330
- do mar, composição, 302
- doce, composições, 302
- dura, 302
- intracelular, 93
- metabólica, 334
- mole, 302
- propriedades físicas, 14
- salobra, 304
- super-resfriada, 226
- vapor no ar, 7-8

água-viva, 17

alanina, 536

alcalóides, 159

álcool

- etil, 177
- peixe anaeróbico, 177-8
- valor energético, 171

aldosterona, 506

algas simbióticas, 133-4

aliforme, músculo, 119

alimentação

- com filtros, 130-1
- material orgânico dissolvido, 133

alimentos acessórios, 153-4

almiscareiro, mergulho, 185

altitude, 209-11

alvéolos, 28

- amácricas, células, 568
ambiente inibitório, 568
Amblyrhynchus, excreção salina, 344
Ambystoma
 eletorrecepção, 559
 hormônios tireoidianos, 507
Ameba
 vacúolo contrátil, 357-8
 movimento amebóide, 396
Ameiurus, (ver *Ictalurus*)
Amia, respiração aérea, 37-8
Amia calva, respiração aérea, 36
amido
 digestão, 143
 valor isocalórico, 173
amigdalina, 159
amilase, 143
aminoácidos, 151-3
 efeitos nos volumes celulares, 308
 essenciais, 152, 153
 excitatórios, 516
 inibitórios, 516
aminopeptidase, 141
Amoeba, 356
 movimentos, 396
 vacúolos contráteis, 358
amônia
 excreção, 379, 380
 pH urinário, 385
amniotéticos, 379
AMP cíclica, 511
AMPc, 511-13
ampolas de Lorenzini, 558
Anabas, respiração aérea, 38
andar, 201-5
anelídeo
 circulação, 116
 olho de, 548, 549
anêmona do mar, velocidade de condução nervosa, 481
anfíbios
 circulação, 98
 concentrações iônicas, 315
 excreção, 372-3
 metamorfose, 382-3
 osmorregulação, 322-3, 326-8
 respiração pela pele, 26-8
 tamanho cardíaco, 101
Anguilla, respiração aérea, 25, 37, 38
anidrase carbônica, 86-7
animais
 da zona do estirâncio, temperatura letal, 223
 de sangue frio, definição, 218
 que vivem nas fendas, 134-7
 do alto mar, 135
Anisops, células preenchidas de hemoglobina, 75
Anodonta, osmorregulação, 310, 312
Antheraea, sódio da hemolinfa, 481
Anthopleura, algas simbióticas, 134
antidiurético, hormônio, 378, 504
aorta, 105-6
APA, 362, 371, 380
Aphelocheirus, respiração do plastrão, 58
Aphrodite, concentração iônica, 306
Apis, defesa pela cocção do inimigo, 222
Aptenodytes, agrupamento, 259-61
Apteryx, temperatura corpórea, 244
ar
 atmosférico, 6
 no solo, 7
 propriedades físicas, 14
 respiração no, 25-9
 vapor de água no, 7-8
aracnídeos
 circulação, 119-20
 osmorregulação, 329-38
Araneus, excreção de guanina, 386
aranha de jardim, 386
aranha saltadora, 428
aranhas
 alimentação, 132
 excreção de guanina, 386
 pernas, 428
Arapaima, respiração aérea, 37, 38
Arenicola
 esqueleto hidráulico, 427
 locomoção, 427
 regulação iônica, 307
Arenivaga, captação de vapor d'água, 335-6
arginase, 380
argônio, 6
armazenamento de energia, 172-8
 elástica, 432-9
arraia
 elétrica, 555
 eletorrecepção, 560
 osmorregulação, 318
arsênico, 157
Artemia
 hemoglobina, 77
 osmorregulação, 304, 313
artéria pulmonar, 106
artérias, características, 104-6
artrópode
 olho, 548
 osmorregulação, 328-8
Ascaris, armazenamento de glicogênio, 172
Asclepias, glicosídeos cardíacos, 161
Asplanchna, protonefrídeo, 361
Astacus, respiração, 35
Athous, saltos, 439
atividade enzimática
 efeito do pH, 139
 temperatura ótima, 139
ATP
 no músculo, 409
 nas hemácias, 77
atrial, fator natriurético, 509
atrioventricular, feixe, 104
atum
 brânquias 19
 regulação da temperatura, 285-7
 músculo fásico e tônico, 418
 trocadores de calor, 285
Aurelia, concentração iônica, 306-7
aves
 canoras, 46-7
 circulação, 100
 condutância, 257-9
 equilíbrio da água, 340-3
 excreção de ácido úrico, 383-4
 glândula de sal, 346
 localização por eco, 54
 marinhas, equilíbrio do sal, 345-6
 mergulho, 179

migratórias, armazenamento de
gordura, 172-3
perda de calor nas patas, 267-8
reabsorção de água cloacal, 377
respiração, 41-7
taxa metabólica, 198
temperatura corpórea, 243-5
tolerância à altitude, 211
vibração gular, 275
axolotle
eletorrecepção, 559
hormônio tireoidiano, 507
axônio, 471
botão, 487
colina, 493
axônios gigantes, 472
axoplasma, 472-3

B

bactéria fixadora de nitrogênio, 152
térmites, 144
bactérias termofílicas, 222
bagre, 536, 537
elétrico, 555
baleias
cachalotes, 181, 192
localização pelo eco, 543
trocador de calor, 265
Bankia, bactérias simbióticas, 144
barata
do deserto, 335
evaporação, 332
febre, 246
neuropeptídeos, 528
reabsorção de água retal, 333
velocidade de condução nervosa,
481, 483
Bassozetus, bexiga natatória do rete,
455
beija-flor
vôo planado, 440
torpor, 282
beribéri, 153
berílio, 158
Bernoulli, teorema de, 106-8
besouro coleóptero, 439
besouro da batata do Colorado, 220
beta células, 507
beta-endorfina, 517

beta-lipotropina, 517
beta-melonotropina, 517
betaína, 317
bexiga natatória, 452-8
bicarbonato *ver* dióxido de carbono
bicho da seda
endocrinologia, 524
olfato, 539-40
biomecânica
vôo, 439-42
saltos, 436-9
locomução, 430-32
corrida, 431-6
natação, 442
bipolares, células, 568
Birgus, respiração aérea, 25
Bohr, efeito, 70
bombeamento
de sódio, 474-7
opercular, 22-24
Bombus, custo da incubação, 291
Bombyx
controle da muda, 524
sensibilidade ao feromônio, 539
borboleta
do repolho, 159
monarca, 162
boro, 158
Bracon, super-resfriamento, 230
Bradypus, digestão, 148
brânquia de difusão, 55
brânquias, 17-25
anais, 19, 311, 313
áreas de superfície, 18
estrutura, 20
resistência, 21-2
ventilação forçada, 23-5
ventilação, 17-19
Buenoa, células de hemoglobina, 57
Bufo
excreção, 382
troca gasosa, 26-7
bulbo arterial, 97
Bythograea, hemocianina, 136

C

cabeça de boi, 233-5

cação
sentido elétrico, 556-9
glândula retal, 317
cães
vasos sanguíneos, 105
sensibilidade auditiva, 541
saltos, 435
taxa metabólica, 193
Caiman
evaporação, 338
reflexo do mergulho, 187
calciferol, 508
cálcio, contração muscular, 406-7
calcitonina, 508
Callinectes, 443
calor
armazenamento no camelo, 272
condução, 248
da vaporização, 252
morte, 222-5
percepção de, 553
caloria, definição, 170
calorímetro, 170
Calothrix, fixação de nitrogênio,
153
Caltha, orientação ultravioleta para
o néctar, 552
camada de gordura, 263, 264
camada mínima de oxigênio, 178
camada profunda de dispersão, 448
camarão
de água salgada, 313
digestão de celulose, 143
hiporregulação, 312
camelo
regulação térmica, 272-4
leite, 350
evaporação respiratória, 341-3
campo receptivo, 567
camundongo
altitude, 73
da colheita, taxa metabólica, 193
de bolso, torpor, 280
longevidade, 209
taxa metabólica, 193
canais
de íon, 477-9
de potássio, 477-9
de sódio, 477

- canais com portões, 478
 de voltagem, 478, 487
 ligantes, 478, 489
- canais e portões, 477-9
 com portão de voltagem, 487
 estrutura, 487
 função do cálcio, 487-9
 junção neuromuscular, 489
 ligante com portão, 489
- Cancer*, extração de oxigênio, 21
- cangurus
 saltos, 437
 bombeamento respiratório, 32-3
- canguru *wallaby*, saltos, 433
- canto do canário, 46-7
- cão dálmata, 386
- capacidade de concentração renal, 373
- capacidade térmica específica, 247
- caracol
 digestão de celulose, 143
 osmorregulação, 327
 velocidade de condução nervosa, 481
- caranguejo
 azul, 443
 brânquias, 19
 osmorregulação, 328-9
 velocidade de condução nervosa, 481
- da praia
 excreção, 363
 extração de oxigênio, 21
 osmorregulação, 309
 taxa metabólica, 237
- de ferradura, 122
- do coco, 25
- Dungeness*, extração de oxigênio, 21
- fantasma, 329
- mitene, osmorregulação, 309, 312
- olhos, 564
- Carassius*, tolerância à temperatura, 235
- Carausius*, sódio na hemolinfa, 481
- caravelas portuguesas, 162, 447
- carboidrato
 digestão, 142-3
- conteúdo energético, 171
- Carcharhinus*, de água doce, 317
- Carcinus*
 excreção, 363
 extração de oxigênio, 21
 regulação osmótica, 309
- Cardiosoma*
 captação de água, 329
 respiração aérea, 25
- carpa cruciana, 176
- Carrapato, evaporação, 332
- caruncho, 25
 respiração, 25
- caruncho do tabaco, controle hormonal, 524-5
- cascata de enzimas, 122
- cascavel, percepção do infravermelho, 554
- castração, 498
- catadrômico, 316, 321
- cavala
 brânquias, 18-20
 músculo fásico e tônico, 418
 ventilação forçada, 23-5
- cavalo
 locomoção, 202
 taxa metabólica, 193
- Ceco, digestão de celulose, 147
- Cecropia
 respiração cíclica, 58
 controle hormonal, 524-7
- celacanto, 318, 381
- celenterados
 digestão, 138
 olho, 548
- células
 alfa, 508
 complexas, 569
 de cloro, 320
 flama, 360
 ganglionar, 565, 568
 horizontais, 568
- células nervosas
 axônio gigante, 482
 axônio, 471
 bombeamento de sódio, 474-7
 botão do axônio, 487
 canais e portões, 477-9
 colina, 493
- dendritos, 471
- fenda sináptica, 487
- impulsos, 479-86
- inibição pré-sináptica, 494
- junção de hiato, 486
- mielina, 482-6
- nós de Ranvier, 483-4
- perineuro, 480
- potenciais pós-sinápticos, 490-4
- repolarização, 477
- resposta tudo-ou-nada, 480
- sinapses, 471
- substância transmissora, 487
- velocidades de condução, 481
- centro respiratório, 33-4
- Cephus*, congelamento, 230
- Cercaertus*, regulação da temperatura, 255
- cérebro
 efeitos dos hormônios da digestão, 518-19
 fluxo sanguíneo, 103
 produção de calor, 242
- Chaos*, vacúolo contrátil, 357
- cheiro, 536
- Chelmon*, bexiga natatória, 454
- Chelonia*
 digestão de celulose, 148
 torpor de inverno, 190
- Chenopodiaceae*, ácido oxálico, 160
- Chiroleptes*, armazenamento de água, 327
- Chiromantis*
 excreção de ácido úrico, 385
 glândulas ceruminosas na pele, 327
- Chironomus*
 hemoglobina, 66, 67, 77
 tolerância ao congelamento, 229
- Chlorohidra*, algas simbióticas, 134
- Chrysemys*, tolerância ao frio, 232
- chuckawalla*, 26, 277
- chuva ácida, 302-4
- cianeto, 159, 476
- cianida de hidrogênio, 163
- ciclo da ornitina, 380
- ciclo de Calvin-Benson, 136
- ciclose, 396

- ciclóstomos
 coração, 96
 osmorregulação, 315-16
 cigarra, 53
 cílios, 19, 396-9
 5-hidroxitriptamina, 514, 515
 cinipídeo do salgueiro, super-resfriamento, 226
 cinipídeo, congelamento, 230, 231
 cinocílio, 547
 ciprinídeo, brânquias, 21
 ciprinídeo, taxa de aclimação, 235
 ciprinodontídeo, osmorregulação, 320
 circulação
 aberta, 92
 anfíbios, 98
 aves e mamíferos, 100
 durante mergulhos, 188-190
 durante o exercício, 113-115
 invertebrados, 115-21
 padrões, 95-100
 portal renal, 100, 371
 princípios gerais, 92-3
 pulmonar, 105-6
 répteis, 98
 truta, 114
 citelo, hibernação, 278
 citocromo oxidase, 157
Clarias, respiração aérea, 37
 cloaca, reabsorção de água, 377
 CNTP (condições normais de temperatura e pressão), 9
 coagulação, 121
 cobaia, 112
 cobalto, 156
 cobre, 157
 coeficiente de solubilidade, 9
 coeficientes de condutividade, 248
 coelhos
 coprofagia, 149
 leite, 132
 colágeno, 401
 colecistoquinina, 518
 coleópteros, 425
 colesterol
 estrutura, 502
 insetos, 153
 coleta de água, mariposas e borboletas, 337
 colina, 493
Collocalia, localização pelo eco, 544
 colméia, regulação da temperatura, 292-3
 compartimentos do fluido, 94
 comprimento de onda, sensibilidade ao, 548
 concentração
 autocatalítica, 141
 de urina, 373-7
 iônicas
 peixe bruxa, 307
 vertebrados aquáticos, 315
 condução
 saltatória, 483
 térmica, 248
 condutância, 254-62
 térmica, 253
 condutividade térmica, 248-9
 cone arterial, 97
Connochaetes, 30
 constante de Michaelis, 308
 consumo de oxigênio
 débito cardíaco, 101-3
 determinação, 170
 relação com o tamanho corpóreo, 192-7
 consumo específico de oxigênio, definição, 193
 contração
 fásica, 411
 isométrica, 410, 411-12
 isotônica, 410, 412-13
 controle
 da taxa, 469
 derivativo, 469
 integral, 469
 liga-desliga, 468, 565
 proporcional, 468
 convecção, 249
 natural, 249
Convoluta, algas simbióticas, 134
 coprofagia, 149
 coração, 96
 acessório 96
 branquial, 96
 caudal, 98
 do cardinal, 96
 fluxo sanguíneo, 103
 frequência, 101, 207
 insetos, 119
 marcapasso, 104, 419
 portal, 98
 regulação, 103-4
 tamanho, 100-1
Coregonus, bexiga natatória, 453
 Cormorã, excreção de sal, 346
 corpo
 alado, 523
 carotídeo, 34
 de Malpigh, rim, 367
 geniculado, 568
 corrida
 biomecânica, 431-6
 custo metabólico, 201-5
 ladeira acima, 201, 431-2
 corticotropina, 504
 Coruja, audição, 542
Corvus, circulação nas pernas, 267
Cossus, sistema traqueal, 52
 cravo do pântano, 552
 creatinina, 379
 crianças, pintura de ouro, 27
 crocodilo
 coração, 99
 de água salgada, 345
 excreção de amônia, 384
 glândula de sal, 345
 mergulho, 187
 crômio, 157
Cruciferae, defesa química, 160
 crustáceos
 circulação, 120
 glândula antenal, 363
 músculo, 422-4
 osmorregulação, 328-9
Cryptochiton, afinidade ao oxigênio, 78
 Ctenóforo, ação ciliar, 397
Ctenolepisma, digestão de celulose, 143
Ctenosaura, excreção de potássio, 348
 Cuco norte-americano, metabolismo 259

Cucumaria, afinidade ao oxigênio, 117

cúpula, 547

curare, 159

curva de dissociação, 69, 73-5

altitude, 73-5

animais mergulhadores, 75

dióxido de carbono, 83

fosfatos orgânicos, 71

invertebrados, 77

sangue fetal, 72

tamanho corpóreo, 75

curva de dissociação do oxigênio, 69-78

animais mergulhadores, 75

dióxido de carbono e efeito do pH, 70

fosfatos orgânicos, 71

relação com o tamanho corpóreo, 75-6

sangue de peixes, 77

curva de Henle, 367

custo

energético da locomoção, 200-6

respiratório, 32

Cyclothone, bexiga natatória

gordurosa, 446

Cyprinodon, tolerância à temperatura, 224

Cystophora, lactação, 132

Cystophora cristata, 132

D

Daphnia, hemoglobina, 77

defesa química, 158-63

déficit de saturação, 324

Deilephila, recepção ultravioleta, 551

dendritos, 471

Dendrostomum, afinidade ao oxigênio, 77

Dermatofagóides, absorção de água, 337

descarga elétrica, funções de, 556-7

Desmognathus, troca gasosa, 27

desoxicorticosterona, 499

despolarização, 474

detector de erros, 466

detectores de

bordas móveis, 565

insetos, olho da rã, 565

diabete melito, 508

diálise, 306-7

difosfoglicerato, nas hemácias, 72

difusão, 585-7

dióxido de carbono, 13

facilitada, 78-81

gases, 12-13 oxigênio, 13

digestão, 137-49

celulose, 143-1

da cera, 141-2

de celulose, 143-8

de gorduras, 141-2

proteínas, 139-41

ruminantes, 144-7

simbiótica, 143

simbiótica, 143

digitalis, 159

diidroxicolecalciferol, 499, 508

dineína, 400

dióxido de carbono

conteúdo atmosférico, 6

controle da respiração, 33

curva de dissociação do, 83

difusão, 13

efeito estufa, 6-7

no sangue, 82-7

respiração aquática, 84

solubilidade, 11, 12

Dipodomys, equilíbrio hídrico, 340-3

Dipsosaurus, febre, 246

Diptera, músculos, 424-5

doença

das montanhas, 209

do caixão, 179

do mergulhador, 179

dopamina, 514

Dromia, regulação iônica, 307

Drosophila, exigência de carboidratos, 150

Drupa, tolerância à temperatura, 223

Dytiscus, troca gasosa, 55, 56

E

ecdisona, 522, 527

Echinus, concentrações iônicas, 306

ectotérmicos, 218

efeito

cascata, 4511

de Root, 71, 457

em seres humanos, 74

estufa, 6

Gibbs-Donnan, 112, 593

da enterogastrona, 500

efemérides

larvas de, 19, 52

ventilação branquial, 19

elasmobrânquios

concentração iônica, 314-16

retenção de uréia, 381

elefantes

infra-som, 544

longevidade, 208

ritmo cardíaco, 207

taxa metabólica, 193

eletricidade animal, 555-60

eletroplacas, 557

embrião da galinha, excreção de nitrogênio, 387-8

Emerita, taxa metabólica, 237

emissividade, 250

Emys, excreção de nitrogênio, 384

encefalinas, 516

endoesqueleto, 425-7

endorfinas, 516

alfa, 17

endotérmico, 218

energia mecânica, 534

enguia

elétrica, respiração aérea, 38-9

respiração, 25, 38

enteroquinase, 141

envenenamento com DNP, 476

epinefrina, 509

Eptesicus

localização pelo eco, 543

perda de dióxido de carbono, 28

torpor, 279

equação

de Goldman, 473

de Nernst, 473, 594

de Poiseuille, 110

equações, 588

exponenciais, 588

logarítmicas, 588

equidna
 respiração, 34
 temperatura central, 245
 torpor, 281
 torpor, consumo de oxigênio, 281
 equilíbrio de Donnan, 593
 equilíbrio do sal, 344-5
 aves marinhas, 345-6
 mamíferos marinhos, 348-9
 répteis marinhos, 344-5
 equilíbrio térmico, 253-77
 equinodermes, circulação, 116-17
 equorina, 407
Eriocheir, osmorregulação, 309, 311
Erithacus, sensibilidade magnética, 561
 escaleno, 445
 Esferóides, tolerância térmica, 235
 espaço morto, 30
 espinafre, teor de oxalato, 160
 espongiosa, 357
 esqueleto hidrostático, 427-30
 esqueletos
 endoesqueletos, 425-7
 exoesqueletos, 428-9
 hidrostáticos, 427-30
 esquilo do chão
 colombiano, 278
 dourado, 278
 taxa metabólica, 193, 255
 temperatura corpórea, 274
 estatocistos, 546
 estenoalino, definição, 305
 esterocílios, 546-7
 estivação, 277-84, 383
 estômago, 131, 144
 estrógenos
 funções, 499
 nos vegetais, 161
 estrôncio, 155
 nos esqueletos de radiolários, 155
 esturjão, brânquias, 22
Etmopterus, óleo do fígado, 445
Eulampis, torpor, 282
 Eurialino, definição, 304
Eurosta, concentração de glicerol, 230
 evaporação, 252-3, 324

camelos, 343
 cutânea, 339
 insetos, 331-2
 ratos cangurus, 343
 respiratória, 338-43
 excreção, 356-88
 da armazenagem, 332
 de guanina, 386
 de nitrogênio, 378-88
 embrião do pintinho, 387-8
 ácido nucléico, 385-7
 de sal, 344, 348
 nasal de sal, 345-8
 exercício
 circulação, 113-15
 respiração, 34
 suprimento de oxigênio nos humanos, 115
 exoesqueletos, 425

F

fator
 natriurético, 499
 papel, 527
 fatores de conversão, 583
 febre, 246-7
 fenda sináptica, 487
 fendas de Galápagos, 134-6
 fenol vermelho, 362
 fermentação, 143
 feromônio, 537
 ferro, 155
 fibras
 C, 484-5
 musculares intrafusais, 571
 nervosas ópticas, 565
 off, 565
 on, 565
 fibrinogênio, 121
 fígado
 fluxo sanguíneo, 103
 hormônios, 499
 tamanho, 200
 filtração do rim, 368
 flagelas, 396-9
 fluido intersticial, 93
 fluidos não Newtonianos, 111
 flúor, 158
 flutuabilidade, 442-58

flutuador gasoso, 446-51
 fluxo
 contracorrente, 20-1
 troca de calor, 265-9, 290
 do bolo, 111
 laminar, 106
 sanguíneo renal, 371
 turbulento, 106
 foca
 camada de gordura, 257, 263-4
 cinzentas, 185
 elefante, 181
 harpa, isolamento, 262
 leite, 349
 mergulho, 183-9
 Weddell, 186
 força, 413-14
 muscular, 413-15
 formação de gelo, 226
 agentes de nucleação, 230-1
 formiga
 força muscular, 414
 quimiorrecepção, 538
 fosfato de creatina, 409
 fosfoinositol, 512
 fringilídeo, temperatura diurna, 243
Fundulus, 320

G

GABA, 515
 gafanhoto
 evaporação, 332
 migratório, metabolismo de gordura, 528
 respiração cíclica, 58
 saltos, 438
 gaio azul, alimentos tóxicos, 162
 gaivota
 arenque, 347
 do mar, excreção nasal de sal, 347
 excreção de sal, 345-7
 galago, 438
 galinhas, choco, 269
 galo do eucalipto, 49
 gambá pigmeu, 255
Gammarus, produção de urina, 363
 ganso de cabeça listrada, 73
garpiki, 39-40

- gás
 difusão, 12-13
 solubilidade, 9-13
 tensão, 10
- gases
 inertes, efeito narcótico, 182
 nobres, 6
- gastrina, 500-1
- gatos, taxa metabólica, 193
- gazelas, temperatura cerebral, 276
- Gecarcinus*, absorção de água, 329
- Gerris*, sensibilidade à vibração, 541
- Gerris remigis*, 541
- Gillichthys*, respiração aérea, 37
- girafas, pressão sangüínea, 109
- Girella*, tolerância térmica, 235
- glândula
 adrenal, hormônios de, 506
 antenal, 363
 de gás, 454
 de sal, 346
 endócrina, 505-11
 glomérulo, 367
 orbital, aves marinhas, 345
 paratireóide, 508
 pineal, 510-11
 efeito da luz, 505
 pituitária, 504
 protorácica, 522
 reprodutora, 505-6
 retal, 317
 tireóide, 500, 507, 508
 verde, 363
- glicerol
 anticongelamento, 227
 armazenamento de esperma, 230
 resistência ao frio, 230-1
- glicina, 516
- glicogênio
 armazenamento de energia, 172
 glicólise, 175
 músculo, 410
 peso isocalórico, 173
- glicose
 reabsorção renal, 370
 vôo dos insetos, 150
- glicosídeos, 159
 cardíacos, 161-162
- Glossoscolex*, circulação, 116
- glucagon, 507
- glucocorticóides, 506
- Gluphisia*, coleta de água, 337-8
- gnu, estrutura pulmonar, 30
- golfinhos
 contracorrente, 266
 de água doce, localização pelo eco, 544
 localização pelo eco, 543
- Gonostoma*, bexiga natatória gordurosa, 446
- Gopherus*, evaporação, 338
- gordura marrom, 283
- gralha, circulação na perna, 267
- Great Salt Lake, 304
- guacharos, localização pelo eco, 544
- guanaco, 264, 265
- guia do mel, 141
- Gymnarchus*, eletorrecepção, 557
- ## H
- Halichoerus*, mergulho, 185
- Halicystis*, flutuabilidade 443
- Haliotis*
 rins, 362
 sistema circulatório, 117
- Halogeton*, ácido oxálico, 160
- hamsters, hibernação, 283
- Helix*
 digestão de celulose, 143
 excreção de guanina, 386
- hemácias
 fosfatos orgânicos, 72
 tamanho, 69
- hematócritos, 94
- hemeritina, 77
- Hemilepistus*, perda de água, 329
- hemimetabólicos, 522
- hemocianina, 67, 79
Bythograea, 136
- hemoglobina, 67
 curva de dissociação, 69-78
 do girino, 73
 nos vegetais, 81
- hemóstase, 121-2
- heterotérmicos, 218
- hibernação, 277-84
- hidra, algas simbióticas, 133
- hidras verdes, 133
- hidrólise, 138
- hidrostática muscular, 425, 429-30
- hiperosmótico
 definição, 304
 hormônio hipertreosêmico, 528
- hiperventilação, 34
- hipófise, 504
- hiposmótico, definição, 304
- hipotálamo, 503-5
- hipotonicidade, 445
- hipoxia, aclimatação a, 174-5
- histerese térmica, 228
- hoatzin*, 148
- Homarus
 tolerância térmica, 235
 ventilação, 35
- homens
 pressão sangüínea, 108
 saltos, 438
 sensibilidade auditiva, 541
 taxa metabólica, 193
 temperatura central, 243
- homeotérmicos, 218
- Hoplosternum*, respiração aérea, 38
- Hormônio(s)
 cerebral, insetos, 523
 corticóides, 499, 506
 de crescimento, 499, 504
 derivados da tirosina, 501, 502
 diuréticos, 528-9
 esteróides, 501-2, 512
 estrutura, 514
 folículo-estimulante, 504
 juvenil, 521
 como defesa dos vegetais, 161, 527-8
 como um inseticida, 527
 lista dos importantes, 499
 luteinizante
 controle da retroalimentação, 504
 funções de, 499, 501
 melanócito-estimulante, 504
 peptídeos e proteínas, 501, 502
 reprodutores, 505-6
 sistemas de mensagem secundária, 511-13
- Hyalophora*, controle da muda, 524

Hyla, concentração de glicerol, 231

I

Ictalurus

sensibilidade ao quimiorreceptor, 536-7

tolerância à temperatura, 233

iguana

de Galápagos

termorregulação, 289

digestão microbiana, 148

evaporação, 338

marinha, 289

ilhas de Langerhans, 507

inervação múltipla, músculo, 423-24

infra-som, 544-5

ingestão de alimentos, 130-6

inibição

interneurônios, 573-1

lateral, 564

muscular, 570-4

pré-sináptica, 494

princípios, 563

retina, 566-70

sensibilidade ao receptor, 563

inibidores

de tripsina, 160

enzimáticos dos alimentos, 160

inseticidas

abrasivos, 331

hormônio juvenil, 527

inseto

aquático *Notonecta*, 55

galho, concentração iônicas, 481

insetos

captação de vapor, 335

circulação, 118-20

coração, 119

endocrinologia, 521-9

equilíbrio de água, 330-1

espíáculos, 53-4

evaporação, 331-2

excreção, 363-6

de ácido úrico, 383-5

hemimetabólicos, 522

mergulhadores, 54-7

mergulho, 54-7

muda, 521-7

músculo do voo, 424-5

olfato, 538

osmorregulação, 329-38

respiração, 50-60

cíclica, 57-61

sabor, 538

temperatura no voo, 290-3

tolerância ao congelamento, 229-32

túbulo de Malpighi, 363-6

insulina, 500, 507, 508

interneurônios, definição, 573

inulina, 94, 361, 369

invertebrados

circulação, 115-21

curva de dissociação, 77

estrutura do nervo, 485-6

marinhos, 307

osmorregulação, 305-9

neurosecreção, 520-1

olho composto, 564

olhos, 549

substâncias transmissoras, 513-16

iodo, 158, 507

isolamento

definição, 256

mamíferos aquáticos, 262-5

isomótico, definição, 304

isotônico, definição, 305

Ixodes, captação do vapor de água, 335

J

junção neuromuscular, 489

junções de hiato, 486

K

Katsuwonis, trocador de calor, 285

Kinixys, excreção de nitrogênio, 384

Kinosternon, excreção de nitrogênio, 384

kiwi, temperatura corpórea, 244

L

lagarto

febre, 246

regulação da temperatura, 288

lagosta

circulação, 120

efeito da concentração de oxigênio, 173

sensibilidade do paladar, 536

sensibilidade taurina, 536

tolerância térmica, 235

ventilação, 35

lagostim

aclimatização, 237

osmorregulação, 310-12

respiração, 35

lampreias, 316

larvas

de libélula, 52

de maruim, tolerância ao congelamento, 229

de mosquito

brânquias anais, 19

regulação osmótica, 313

respiração, 56

latão, 157

Latimeria, regulação osmótica, 314, 318, 381

Leander, hipotonicidade, 312

leão marinho

equilíbrio de água, 349

trocador de calor, 266

Lebistes, tolerância ao frio, 225

Lebres, regulação da temperatura, 271

lego-hemoglobina, 81

lei de

Henry, 9

Laplace, 110

Murray, 111

Starling, 104

Stefan-Boltzmann, 250

leite

composição, 132, 350

do papo, 132

focas e baleias, 349

leite, 349

Lepidosiren, respiração aérea, 38, 40

Lepisosteus, respiração aérea, 39

Leptinotarsa, efeito da temperatura, 220

Leptocéfalos, ausência de hemoglobina, 69
 lesma de jardim, 386
 lesmas do deserto, 328
 lhama, sangue, 73
Ligia, concentração iônicas, 306
 Liguado, circulação, 98
Limulus
 inibição lateral, 564
 percepção da luz polarizada, 553
 sangue, 122
 linfa, 112
 linguado de inverno
 anticongelativa, 229
 tolerância à temperatura, 235
 linha lateral dos peixes, 547
 linhas Z, 402
Liolaemus, regulação da temperatura, 288
 lipase, 141
 lipotropina, 516
 lítio, 158
Littorina, temperatura letal, 223
 localização pelo eco, 542-4
 locomoção
 armazenamento de energia
 elástica, 432-8
 biomecânica, 430-42
 corrida, 201-5, 431-6
 custo energético, 200-6, 430-7
 e respiração, 32-3
 ladeira acima, 432
 natação, 205-6, 442
 vôo, 205-7, 439-42
Loligo, concentração iônica, 306
 longevidade, 208
Lophius, rim aglomerular, 371
 lula
 axônio gigante, 472
 brânquias, 19
 cranquídio, 444
 pressão sangüínea, 117
 tentáculos, 429
Lumbricus, circulação, 116
 luz
 polarizada, 552-3
 sensibilidade ao comprimento de onda, 548
 sensibilidade espectral, 551

M

macaco, digestão de celulose, 147
 maconha, 160
Macropus, armazenamento de energia elástica, 433
 magnetita, 561-2
Maia, concentração iônica, 307
Malapterurus, sentido elétrico, 555
 mamangava, 290
 mamíferos
 circulação, 100
 concentração de urina, 373-8
 equilíbrio de água, 340-3
 marinhos, equilíbrio do sal, 348-9
 mergulho, 179
 pulmões, 28-32
 sistema respiratório, 42
 tamanho cardíaco, 100-1
 taxa metabólica, 193
 temperatura corpórea, 243-5
 mandioca, teor de cianeto, 159
Manduca
 muda, 524-5
 termorregulação, 291
 manganês, 157
 Mar Báltico, salinidade, 304, 309
 Mar Morto, 303
 marcadores radioisótopos, 498-500
 marcapasso para o coração, 104, 419
 mariposa, 141
 esfinge
 endocrinologia, 525
 regulação da temperatura, 291
 olfato, 538-40
 polyphemus, olfato, 538
 marisco
 brânquias, 19
 osmorregulação, 310, 312
 marsupiais
 coprofagia, 149
 digestão de celulose, 147
 taxa metabólica, 198
 temperatura central, 245
 massa, definição, 29
 mastigação, 131
 materiais hierárquicos, 401
 material orgânico dissolvido, 133
 matriz extracelular, 405

Mauthner, células de, 487, 494
 medidas e unidades, 581
 meio aquático, 302-305
 melanotropina, 517
 melatonina, 510
Melopsittacus, metabolismo do vôo, 207
 membrana perirretal, 365
Menidia, tolerância térmica, 235
 mergulho, 178-92
 aves, 179
 circulação, 184-90
 crocodilos, 187
 curva de dissociação, 75
 efeitos da pressão, 191-2
 mamíferos, 179
 mioglobina, 184
 respiração retal, 190
 respiração, 34-5
 serpentes do mar, 18
 suprimento de oxigênio, 183
 tartarugas, 189-90
 taxa metabólica, 189
Meriones, rins, 375
 metabolismo
 anaeróbico, 175-8
 energético, 169-214
 metamorfose
 anfíbios, 382-3
 insetos, 521-7
 metanefrídios, 360
 metano
 como fonte de carbono, 136
 ponto de fusão, 226
 metemoglobina, 79
 metencefalina, 517
 método de preensão do fragmento, 479
 mexilhão
 azul, músculo retrator do bisso, 421-2
 brânquias, 19
 uso do metano, 136
 microelementos, 154-8
 minerais essenciais, 154-8
 mineralocorticóides, 506
 minhocas
 circulação, 116
 esqueleto hidrostático, 427-8

locomoção, 427
 osmorregulação, 325-6
 velocidade de condução nervosa, 481
 mioglobina
 difusão facilitada, 78-80
 focas e baleias, 184
 miosina, 403
Mirounga
 mergulho, 181
 modelo de Curran, 332, 365
 moela, 131
 molalidade, 591
 molibdênio, 157
 moluscos
 circulação, 117-18
 função renal, 361-3
 muda, 521-7
 músculos *catch*, 421-2
 nutrição simbiótica, 133
 olhos, 548
Monodonta, tolerância térmica, 223
 monotremas, taxa metabólica e tamanho corpóreo, 198
 monóxido de carbono, nos sifonóforos, 447
 Monte Everest, 9, 209
 Morcego
 hibernação, 279-80
 localização pelo eco, 543
 marrom, localização pelo eco, 543
 perda de dióxido de carbono, 28
 mosca
 da praia, compensação da temperatura, 237
 do pântano, evaporação, 332
 tsé-tsé, evaporação, 332
 varejeira, pelos sensórios, 538
 mosquito, hormônio diurético, 528-9
 multiplicador contracorrente rim, 376-7
 bexiga natatória, 456-67
Murex, 5-hidroxitriptamina, 515
 musaranho
 localização pelo eco, 544
 taxa metabólica, 193
Musca, digestão, 141

músculo
 assincronia, 424
 assincrônico, 425
 cardíaco, 403-4, 419
 catch, 421-422
 controle, 570-4
 do *Balanus*, equorina, 407
 do vôo, 424, 440
 estrutura, 402-5
 feixes, 571
 fibras fásicas e tônicas, 416-19
 fibras intrafusais, 571
 fibrilar, 425
 força, 410-14
 inervação, 423-4
 liso, 404-5, 419-2
 mecanismo de contração, 402-12
 órgão tendinoso, 571
 peniforme, 423
 retrator anterior do bisso, 421-2
 sincrônico, 424
 timbal, 53
Myotis, sonar, 543
Myoxocephalus, anticongelamento, 229
Mysis, digestão de celulose, 143
Mytilus
 músculo retrator anterior do bisso, 421-2
 uso do metano, 136
Myxine, concentração iônica, 306

N
 naloxona, 517
Nanomia, flutuador gasoso, 447-8
 natação, custo energético, 205-6
Natrix, evaporação da superfície corpórea, 338
Nautilus, flutuabilidade, 450
Necturus
 brânquias, 19
 processamento da retina, 567
 Néfron, rim de mamíferos, 367
 nematocistos, 162
Neoceratodus
 excreção de ácido úrico, 383
 respiração aérea, 40-1
Nephrops, concentração iônica, 307
Neptunea, regulação iônica, 307

Nerita, temperatura letal, 223
 nervo
 esplâncnico, 513
 vago, 104, 419, 513
 mielinado, 483-5
 neuro-hipófise, 503-4
 neuro-hormônios, 528
 neurosecreção, invertebrados, 520-1
 nicotina, 159
 níquel, 156
 nitrogênio
 atmosférico, 6 fixação de, 81
 narcose, 182
 solubilidade, 9
 nó sinusal, 104
Noctiluca, flutuabilidade, 444
 noradrenalina, 104, 509, 514
 norepinefrina, 509
Notonecta, armazenamento de oxigênio, 55
 nutrição
 microelementos, 154-8
 minerais, 154-8
 proteínas, 151-3
 simbiótica, 133-4
 vitaminas, 153-4

O

Ochromonas, natação, 399
 ofego
 evaporação, 274-6
 frequência ressonante, 276
 temperatura cerebral, 276-7
 olfato, 538-40
 olho composto, 564
 olho do vieira, 565
 olhos, 548-53
 composição, 564
 detectores de bordas, 565
 fibras *off*, 565
 fibras *on*, 565
 formação de imagem, 548
 inibição lateral, 564
Oncopeltus, muda, 524
Oncorhynchus, tolerância térmica, 234, 235
Ophiocephalus, respiração aérea, 38
Ophiodon, pressão cardíaca, 98

Opisthocomus, digestão de celulose, 148
Opsanus, bexiga natatória, 371
 opsina, 550
 órgão
 aquecedor do olho, 287
 elétrico, 557
 neuro-hemal de insetos, 520
 loreal, 554
 tendinoso, 571
 ornitorrinco, eletorrecepção, 560
 osmoconformador, definição, 304
 osmolaridade, definição, 305
 osmorregulação
 ácido oxálico, 160
 água fresca, 309-12, 320-1
 anfíbios, 322-3, 326-8
 coletagem de água, 337
 crustáceos, 328-9
 elasmobrânquios, 316-18
 hiporregulação, 312-14
 insetos e aracnídeos, 329-38
 invertebrados marinhos, 305-9
 mecanismos, 310-12
 minhocas, 325-6
 osmose, 592
 ouabaína, 476
 peixes anadrômicos, 321
 peixes catadrômicos, 321
 teleósteos marinhos, 319-20
 trabalho osmótico, 311
 osmorregulação, 323
 ouriço, hibernação, 282
 ovelha
 taxa metabólica, 193
 variação na temperatura, 246
 ovo cleidóico, 383-4
 ovos
 de dinossauro, 49
 respiração, 47-50
 temperatura, 269-70
 óxido de trimetilamina, 316
 oxigênio
 capacidade no sangue, 93, 94
 difusão, 13
 efeito na taxa metabólica, 174
 extração durante o exercício, 115
 solubilidade, 9
 toxicidade, 182

oxitocina, 504, 506

P

Pachygrapsus, concentração de magnésio, 308
Paesiella, tolerância à temperatura, 223
Palaemonetes
 condução nervosa, 486
 osmorregulação, 312
 pâncreas, 507-8
 hormônios do, 507, 508
 pancreozimina, 518
Panulirus, sensibilidade do paladar, 536
 papagaio
 vôo, 206-7
 papaína, 139
 papo, 131
 parabrônquios, 42
 paramécio
 algas simbióticas, 134
 cílios, 398
 paramiosina, 414
 parulídeo, 260
 parulídeo, reação ao frio, 259
Parus, tolerância ao frio, 259, 260
 pássaros construtores da Austrália, 49
 patos
 custo da natação, 206
 mergulho, 189
 patas geladas, 268
 respiração, efeito do dióxido de carbono, 35
Pecten
 concentração iônica, 307
 sensibilidade à sombra, 565
 peixe
 aglomerular, 371
 anadrômico, 316, 321
 boi, tamanho do pulmão, 29
 borboleta, 454
 branco, bexiga natatória, 453
 bruxa
 concentração iônica, 315
 coração caudal, 97
 ciprinídeo, tolerância ao frio, 225

espada, regulação da temperatura, 287
 ganso, 371
 prateado, digestão de celulose, 143
 rei, tolerância térmica, 235
 sapo
 hemoglobina, 77
 rim aglomerular, 371
 verde, 235
 peixes
 antárticos
 anticongelamento, 227-9
 bexiga natatória, 452-8
 células de Mauthner, 494-5
 concentração iônicas, 315
 coração, 96-8
 de respiração aérea, 36-41
 excreção, 371-2
 fisoclistos, 453
 fisóstomos, 453
 gelados, 22, 227-9
 linha lateral, 547
 pulmonados
 coração, 98
 estivação, 383
 produção de uréia, 383
 respiração, 40-1
 respiração aérea, 36-41
 rins aglomerulares, 372
 substância anticongelativa, 226-9
 trocadores de calor, 285-7
 velocidade de condução nervosa, 481
 peixinho dourado
 ingestão de alimentos, 151
 metabolismo anaeróbico, 177-8
 tolerância à temperatura, 234-5
Pelamis, troca gasosa, 27, 190
 pêlos
 condutância, 263-5
 isolamento, 258
 espessura, 257
 pentafofato de inositol, 72, 74
 pepino-do-mar, pulmões aquáticos, 117
 PEPS, 493, 520
 pepsina, 139, 140
 peptídeo intestinal vasoativo, 518

- perca listrado, 24
 percepções sensória, 534
 período latente, 411
Periophthalmus, respiração aérea, 37, 187
Periplaneta
 reabsorção de água, 365
 trealose, 528
Perognathus, torpor, 280
Peromyscus, oxigênio e altitude, 73
 peru, temperatura de incubação, 49
 peso isocalórico, 173
Petromyzon, osmorregulação, 315-16
 pH ótimo das enzimas, 139
Phacoides, afinidade ao oxigênio, 77
Phascolosoma, regulação iônica, 307
Phoca, regulação da temperatura, 262
Phormia, pêlos sensórios, 538
Phyllomedusa
 excreção do ácido úrico, 385
 glândulas ceruminosas da pele, 327
Physalia, flutuador gasoso, 447
Physeter, profundidade do mergulho, 181
 pigmentos respiratórios, 66
Pimephales, adaptação à temperatura, 235
 pingüim imperador, 132, 259
 pingüins
 leite do papo, 132
 termorregulação, 259-62
 pinocitose, 519
Pipilo, variações na temperatura, 243
 PIPS, 493, 520
 pirógenos, 246
 píton, tremor, 289
 placa motora terminal, 407
Placobranchus, algas simbióticas, 134
 planária, excreção, 360
Planaxis, tolerância à temperatura, 223
 plastrão, 57
 platelmintos, 134
Plecostomus, respiração aérea, 37
Pleurobranchia, ação ciliar, 397
 poças formadas pela alteração na maré, 11-12
Pocillopora, algas simbióticas, 134
Pogonophora, fendas hidrotérmicas, 135-7
 poiquilotérmicos, 218
 polvo, 117, 515
Polypedilum, temperatura letal, 222
Polypterus, respiração aérea, 37
 pombos
 curva de dissociação, 70
 déficit cardíaco, 103
 infra-som, 544
 leite do papo, 132
 percepção da luz polarizada, 552
 percepção da luz ultravioleta, 551-2
 regulação da temperatura, 259
 ponto de
 ajuste, 466
 congelamento, 226
 fusão, 226
 porfirina, 81
Potamobius, osmorregulação, 310, 312
Potamotrygon, osmorregulação, 318
 potássio plasmático, 481
 potencial
 de ação, 472, 474-9
 corrente de potássio, 478
 corrente de sódio, 478
 de repouso, 472-4
 da membrana, 472-4
 pós-sináptico, 490-4
 excitatório, 493, 520
 inibitório, 493, 520
 receptor, 562
 Prêmio Kremer, 441
 pressão
 atmosférica, 8-9
 efeito da altitude, 8-9
 coloidosmótica, 112-13, 593
 rim, 368, 375
 com meia saturação, 69
 hidráulica, 108
 hidrostática
 pressão sangüínea, 108
 sensibilidade a, 545
 no mergulho, 191-2
 parcial, 8, 10
 sangüínea
 girafa, 109
 humano, 108
 serpente, 109
 primatas, coprofagia, 149
 princípio de Fick, 101-2
 procelária, excreção de sal, 346
 processamento central, 568-70
 processamento de informações, 562-74
 sensórias, 562-74
 produção de calor, 254-7
 animais mergulhadores, 189
 insetos voadores, 290-3
 principais órgãos humanos, 242
 produtividade cardíaca, 101-2
 progesterona, 499
 prolactina, 504, 506
 propranolol, 499
 proteínas
 digestão, 139-41
 formação de uréia, 146-7
 nutrição, 151-3
 peso isocalórico, 173
 plasmáticas, 112-13
 síntese nos ruminantes, 145
 valores metabólicos, 171
 protonefrídeos, 360
Protopterus
 circulação, 98
 excreção de nitrogênio, 383
 respiração aérea, 38-41
 protozoários, digestão simbiótica, 133, 138
 protrombina, 121
Pseudopleuronectes
 anticongelamento, 229
 tolerância térmica, 235
 pseudópodos, 396
Pterosticus, temperatura letal inferior, 233
 PTTH (hormônio protoracicotrópico), 522
 pulgas
 saltos, 438-9

sistema traqueal, 50
 pulmões, 17
 aves, 41-7
 mamíferos, 28-32
 surfactante, 31
 tipo de difusão, 26
 volume, 29-30
 pupação, 521-7
pupfish do deserto
 tolerância ao calor, 224
 purina, excreção, 380, 385-7
Purpura, resistência ao calor, 223
Pyrrhocoris, fator papel, 527

Q

Q_{10} , definição, 219-21
 qualidades físicas, 583-4
 quitina, 155
 quociente respiratório, 171

R

rã
 de água salgada, 323
 do lago Titicaca, respiração
 cutânea, 28
 leopardo, 232
 madeira, tolerância ao congela-
 mento, 232
 que se alimenta do caranguejo
 radiação infravermelha
 percepção sensorial, 553-5
 transferência de calor, 250
 radiação, 250-2
 radioimunoensaio, 498
 raineta, tolerância ao congelamento,
 231
 raposa do ártico, temperatura
 inferior crítica, 255-6
 rãs
 congelamento, 231-2
 detectores de insetos, 565
 glândulas ceruminosas na pele,
 327
 troca gasosa cutânea, 26-8
 velocidade de condução nervosa,
 481
 rato canguru
 concentração da urina, 373

equilíbrio de água, 341-3
 leite, 350
 troca térmica nasal, 342
 rato canguru, taxa metabólica, 193
 ratos
 aminoácidos essenciais, 152-3
 ingestão de alimentos, 151
 taxa metabólica, 193
 reabsorção tubular, 369-70
 recepção do som, 540-5
 receptores
 alfa, 509
 da zona de transição, 564
 de opiáceos, 516-17
 regra da superfície de Rubner, 196
 regulação da temperatura, 241-92
 camelo, 272-3
 colmeia de abelhas melíferas,
 292-3
 insetos, 290-3
 tamanho corpóreo, 271-4
 regulação do volume celular, 308
 regulação do volume da urina, 377-8
 regulação do volume, 307
 relaxina, 506
 rêmora, 32
 renina, 509
 repolarização, 477
 répteis
 circulação, 98
 equilíbrio de água, 338-40
 evaporação cutânea, 339
 excreção de ácido úrico, 384-5
 marinhos, equilíbrio do sal, 344-
 5
 reabsorção de água cloacal, 377
 respiração do ovo, 49-50
 temperatura corpórea, 287-90
 resilina, 439
 resistência ao frio, 225
 respiração
 animais mergulhadores, 34-5,
 182
 aquática, 16-25
 dióxido de carbono, 84-6
 aves, 41-7
 CAM, 15
 cíclica, 57-61
 custo, 32

cutânea, 26-8, 190
 das aves, 46
 descontínua, 57-61
 dos ovos, 47-50
 exercício, 32-3
 frequência ressonante, 276
 insetos, 50-60
 aquáticos, 54-5
 líquida, 190-1
 locomoção, 32-3
 rãs, 26-8
 regulação de, 33
 retal, animais mergulhadores,
 190
 trabalho de, 32
rete mirabile, 287, 454
 retículo sarcoplasmático, 408
 retina
 campos receptores, 567
 pigmentos da, 550
 processamento central, 568-70
 retroalimentação, 466-8
 negativa, 466-9
Rhabdophaga, super-resfriamento,
 226
Rhodnius
 excreção, 364, 529
 hormônios da muda, 522, 523
Riftia, 135, 136
rigor mortis, 406
 rim
 estrutura, 367-8
 fluxo sanguíneo, 103
 hormônios, 499, 508-9
 moluscos, 361-3
 multiplicador contracorrente,
 376-7
 produção de calor, 242
 ultrafiltração, 368-9
 ritmo da pulsação, 101
 ritmos circadianos, 510
 rodopsina, 550
 roedores
 coprofagia, 149
 hibernação, 277-9
 RQ, 171
 ruibarbo, ácido oxálico, 160
 ruminante
 digestão, 144-7

reciclagem de uréia, 146-7
 síntese protéica, 145-7
Rutilus, respiração, 23

S

sabor, 536
 sacos aéreos, função, 43-6
 salamandra
 aquática
 localização pelo eco, 544
 respiração, 19
 visão, 567, 569
 brânquias, 19
 hormônio tireóide, 507
 pletodonte, 26
 troca gasosa cutânea, 26
 salmão, 235
 tolerância à temperatura, 234
Salpa, regulação iônica, 307
 saltador do lodo, no ar, 187
 saltos
 cães, 435
 cangurus, 437
 função dos tendões durante, 435
 vários animais, 438
Salvelinus
 oxigênio baixo, 175
 tolerância térmica, 235
 sangue
 coagulação, 121
 curva de dissociação, 69-78
 de peixes
 equilíbrio ácido-básico, 84-6
 fetal, curva de dissociação, 72
 função respiratória, 77
 funções, 66
 quente, definição, 218
 volume, 95
 sapo-boi, 98, 371
 sapos
 excreção de uréia, 382
 respiração, 26
 sarcolema, 402, 407
 sarcômero, 402
 sarcosina, 317
Sarotherodon, células do cloro, 320
Sauromalus
 ofego, 277

respiração, 26
Schistocerca, migração, 528
sculpin, tolerância ao congelamento, 229
Scyliorhinus, sentido elétrico, 556, 559
 secreção de saliva, ruminantes, 145
 secretina, 518
 seio venoso, 96-7
 selênio, 157
 sensação química, 536
 sensibilidade
 à gravidade, 546
 auditiva, 541
 eletromagnética, 560-2
 sentido de direção, 542
 sentido elétrico, 555-60
 sépia, 448
Sepia, flutuabilidade, 448
 serotonina, 514, 515
 serpentes
 aquáticas
 mergulho, 185
 respiração cutânea, 27, 190
 audição, 540
 pressão sanguínea, 109
 serralha, 161, 524
 sifonóforos, flutuabilidade, 447
 silício, 157
 sinais modulados pela frequência, 563
 sinapses
 elétrica, 486-7
 estrutura, 471
 química, 487-9, 520
 síndrome de luta ou fuga, 509-10
 sipunculídeos, hemeritina, 77
 sistema capilar, 111-13
 sistema de controle de curva aberta, 467
 sistema de controle de curva fechada, 467
 sistema endócrino
 invertebrados, 519-29
 vertebrados, 500-13
 sistema internacional de unidades, 581
 sistema nervoso
 parassimpático, substância

transmissora, 513
 simpático, substâncias transmissoras, 513-19
 sistema SI, 581
 sistemas de controle, 519-29
 sistemas de mensagem secundária, 511-13
Sitticus, saltos, 428
Solemya, uso do sulfeto de hidrogênio, 136
 solenócito, 360
 solo, composição do ar, 7
 solubilidade dos gases, 9-13
 solução de Ringer, 322
 somação, 492-4
 espacial, 493
 temporal, 492
 somatostatina, 508
 sonar, 542-4
 sorbitol, 231
Sphincterochila, perda de água, 328
Spongila, algas simbióticas, 134
Squalus, glândula retal, 317
Steatornis, localização pelo eco, 544
Stenaptinus, defesa química, 163
Stenarchoramphus, senso elétrico, 558
 substância anticongelativa
 função renal, 372
 peixes, 226-29
 substância antitireoidiana, 160-1
 substância P, 518
 substâncias transmissoras, 487, 513-19
 sudorese, 274-6
 sulfeto de hidrogênio, 135
 super-resfriamento, 226
 surfactantes do pulmão, 31-2
Synbranchus, respiração aérea, 37
Synechococcus, tolerância à temperatura, 222
Syngnathus, rim aglomerular, 371

T

tabela periódica, 156
Tachyglossus
 efeito do dióxido de carbono, 34-5

- torpor, 281
Tadarida, torpor, 279
Talorchestia, efeito da temperatura, 237
 tamanho corpóreo
 curva de dissociação, 75-6
 escala, 199-201
 resfriamento, 271
 taxas metabólicas, 192-206
 tanina, 159-60
 tarântula, excreção de guanina, 386
 tartaruga
 de casco mole, taxas de aquecimento e resfriamento, 289
 fluvial, evaporação da superfície, 338
 pintada, tolerância ao congelamento, 232
 tartarugas
 glândula de sal, 344
 marinhas, ovos, 49-50
 mergulho, 189-90
 ovos, 49
 tolerância ao congelamento, 232
 verdes, 148, 190
 tatuzinhos
 equilíbrio de água, 329
 respiração, 25
 taurina, 536
 taxa metabólica
 aves, 197-8
 efeito da concentração de oxigênio, 174
 mamíferos, 193
 marsupiais, 198
 medida, 170-2
 mergulho, 189
 tamanho corpóreo, 192-206
 tecido
 adiposo, conteúdo hídrico, 96
 conjuntivo *catch*, 430
Tectarius, tolerância à temperatura, 223
Tegula, tolerância à temperatura, 223
Telea, olfato, 538
 teleósteo africano
 circulação, 98
 excreção de uréia, 383
 respiração, 37, 40-1
 teleósteos marinhos,
 osmorregulação, 319-20
Telmatobius, respiração cutânea, 28
 temperatura
 adaptação, 232-8
 cerebral
 chuckawalla, 277
 gazelas, 276
 ofego, 275-6
 peixe espada, 287
 cerebral, 276-7
 corpórea, 242-7, 284-93
 animais aquáticos, 284-7
 animais de sangue frio, 284-93
 animais terrestres, 287
 aves e mamíferos, 243-5
 insetos voadores, 290-3
 ofego, 274-6
 répteis, 287-90
 variação diária, 243-4
 crítica, 255-7
 ecrítica, 288
 efeitos, 218-38
 inferior crítica, 254
 letal, 222
 limites, 221-2, 245
 ótima para as enzimas, 139
 tolerância, 222-32
 tempo de resistência, 208
 tempo fisiológico, 207-9
 tendões
 armazenamento de energia elástica, 432-9
 estrutura, 401
 saltos, 434
Tenebrio, excreção, 364, 365
 tensão dos gases, 10-11
 teoria
 de controle, 46-69
 de recapitulação, 387-8
 dos três compartimentos, 332
Teredo, digestão simbiótica, 143
 teredos, digestão de celulose, 143
 térmites, digestão simbiótica, 144
 termogenina, 283
 testosterona, 499, 502, 512
Testudo, excreção de nitrogênio, 384
 tétano, 411
 tetrametil amônio, 478
 tetrazes do Alasca, digestão de celulose, 148
 tetrodotoxina, 478
 tiamina, 153
 tilápia, células de cloro, 320
Tinca, brânquias, 21
Tindaria
 taxa de crescimento, 135
 tireotropina, 504
 tisanuro, 335
 TMAO, 316
 tolerância ao congelamento, 225, 229-32
 tordo europeu, 561
 tordo, sensibilidade magnética, 516
Torpedo, descarga elétrica, 544
 torpor, 277-84
 controle, 281-3
 despertar, 283-4
 trabalho
 e energia, 400
 e potência, 414
 respiratório, 32
 traças, 52
 digestão de celulose, 148
 troca de calor, 268
 transdutores, definição, 534
 transferência de calor, propriedades físicas, 247-53
 transporte ativo
 definição, 310
 excreção, 356
 osmorregulação, 310
 teoria dos três compartimentos, 332
 transporte do sódio, célula de Ussing, 322
 traquéia, 17, 50-4
Trematomus
 anticongelativa, 227-9
 tolerância à temperatura, 224
 tremor, 254
Trichomonas, digestão da celulose, 144
Trichonympha, flagelos, 398
Tridacna, algas simbióticas, 134
 trifosfato

de adenosina
 no músculo, 409-10
 nas hemácias, 72
 de inositol, 512
 triiodotironina, 507
Trionyx, efeitos da temperatura, 289
Triops, tolerância à temperatura, 222
 tripsina, 139-41
Triturus, excreção, 382
 tritão, uréia e metamorfose, 382
 troca gasosa
 cutânea, 26-8
 mucosa bucal, 190
 ovos, 47-50
 vegetais, 15-16
 trocadores de calor, 265-9
 trofosomas em *Riftia*, 135-6
 trombetinha, 371
 trombina, 123
 tropomiosina, 405, 406
 troponina, 405
 truta
 aclimação ao oxigênio baixo, 175
 adaptação à temperatura, 232-8
 circulação, 114
 pintada, 175, 235
 suprimento de oxigênio durante o nado, 103, 115
 TTX, 478
 tuatara, osmorregulação, 344
 tubarão
 brânquias, 21
 óleo do fígado, 445-6
 sugador
 ventilação da brânquia, 32
 tubarão, espiráculos, 50-4, 58-61
 túbulo
 contornado distal, 367
 de Malpighi, insetos, 363-6
 T, 407
 tudo-ou-nada, resposta
 músculo, 416
 nervo, 480, 520

tunicados, sistema circulatório, 93

U

Uca, osmorregulação, 329
 ultrafiltração, 356, 594
 no rim, 368
 umidade
 absoluta, 8
 relativa, 8
 ungulados, resfriamento cerebral, 276-7
 unidade motora, 570
 unidades do sistema SI, 581
 uréia, 381-2
 excreção renal, 373, 379
 osmorregulação, 316
 síntese protéica, 146-8
 síntese, 380
 ureotélicos, 379
 uricotélicos, 379
 ursos polares, isolamento, 257, 263
 uso de nematocistos como defesa, 162
 Ussing, célula de, 322

V

vacúolos contráteis, 357-9
Valonia, flutuabilidade, 443
 valores metabólicos, 171
 válvula espiral, 98
 vanádio, 157
 vaso reto, 374
 vasopressina, 378, 501, 504
 vasos sangüíneos
 cães, 105
 homens, 106
 vegetais
 hemoglobina em, 81
 respiração CAM, 15
 venenos, 159-62
 veias, 105-8
 velocidade de condução, nervo, 481-6
 venenos, animais e vegetais, 159-63

ventilação forçada, 23-5
 verme da farinha
 complexo retal, 364-5
 evaporação, 332
 perda de água, 54
 vespa
 do caule do trigo
 congelamento, 230
 escala, 199-200
 tolerância à temperatura, 222
 sensibilidade à vibração, 540
 vespão, 222
 vibração gular, 275
 Vicunha, curva de dissociação do oxigênio, 74
 visão, 548-3
 complexos celulares, 569
 córtex visual, 569
 da cor, 550-1
 luz polarizada, 552-3
 tricromática, 551
 viscosidade, 110-11
 vitaminas, 153-1
 voltagem, método de preensão, 477
 volume
 do estirâncio, 30, 200
 extracelular, 94
 plasmático, 94
 sistólico, 104
 vôo, 439-42
 do papagaio, 207
 planado, 440
 taxa metabólica, 205-6

X

Xenopus
 discriminação da frequência, 541
 excreção, 382

Z

Zalophus, equilíbrio de água, 349
 zinco, 157
 zona termoneutra, 256
Zoochlorellae, simbiose, 134